



This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

### **Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

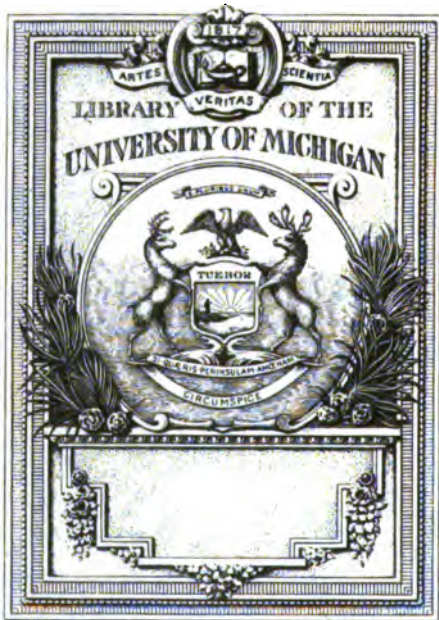
We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

### **About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at <http://books.google.com/>

B 470051



711  
S17

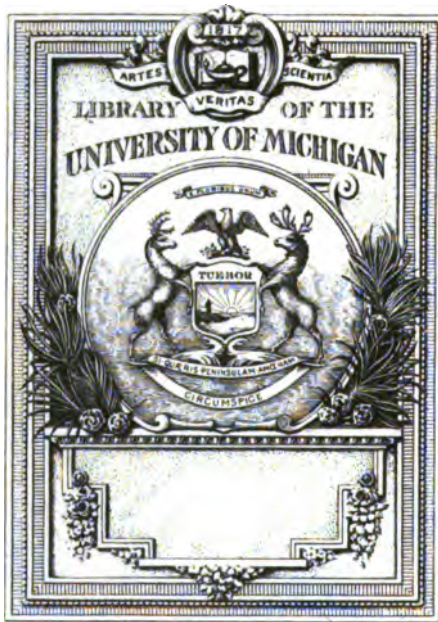






# PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE





711  
.S124







# PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

---

GENÈVE. — IMPRIMERIE RAMBOZ ET SCHUCHARDT

---

200  
12750  
D<sup>R</sup> JULIUS SACHS

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A WURZBURG



---

# PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

RECHERCHES

SUR LES

CONDITIONS D'EXISTENCE DES PLANTES

ET SUR LE

JEU DE LEURS ORGANES

TRADUIT DE L'ALLEMAND AVEC L'AUTORISATION DE L'AUTEUR

PAR

MARC MICHELI

---

AVEC 50 FIGURES SUR BOIS

---

PARIS

VICTOR MASSON ET FILS

PLACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

---

GENÈVE 1868





## AVANT-PROPOS

---

Le volume que je viens offrir au public français servira, je l'espère, à combler une lacune dans notre littérature scientifique ; nous manquons d'un ouvrage dans lequel se trouvent réunies toutes les données modernes de la science physiologique. Elles se trouvent dispersées dans une foule de mémoires isolés, et les rechercher occasionne une grande perte de temps. Il est difficile de trouver une œuvre mieux appropriée au but qu'elle se propose. Les connaissances profondes de son auteur, la conscience minutieuse avec laquelle il étudie chaque question en sont de sûrs garants.

Tout en formant par lui-même un tout complet, ce volume fait partie d'un grand traité de botanique physiologique, actuellement en voie de publication. Plusieurs savants se sont réunis pour cela, sous la direction de M. le professeur Hofmeister ; la réputation qu'ils se sont acquise, chacun dans sa spécialité, nous promettent d'avance que cet ouvrage sera un des monuments les plus complets de la science moderne. Voici la composition des quatre volumes du Traité :

*Premier volume.* Théorie de la cellule végétale, par W. Hofmeister (déjà paru).

Morphologie générale des organes de végétation, par le même.

Étude de la Symétrie végétale, par Th. Irmisch.

Anatomie des organes de végétation des plantes vasculaires, par A. de Bary.

*Deuxième volume.* Morphologie et Physiologie des Champignons et des Lichens, par A. de Bary (déjà paru).

Morphologie et Physiologie des Algues, par A. de Bary.

Morphologie et Physiologie des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, par W. Hofmeister.

*Troisième volume.* Reproduction sexuelle des Phanérogames, par W. Hofmeister.

*Quatrième volume.* Physiologie expérimentale, par Jul. Sachs (déjà paru).

On le voit, tous les points de la science botanique, à l'exception de la taxonomie, seront traités dans cet ouvrage, qui deviendra le compagnon indispensable de tout savant sérieux.

Le plan adopté par M. Sachs dans ce volume, me semble des plus avantageux. Étudier d'abord les rapports de la plante avec les divers agents extérieurs au contact desquels elle vit, suivre leur influence dans l'intérieur du végétal, soit comme principes nutritifs, soit comme source de force, chercher à apprécier le rôle des organes eux-mêmes dans les différentes fonctions, analyser enfin la structure intime des membranes et des tissus, quelle marche plus simple, plus précise et plus facile à saisir. Enfin les extraits détaillés de tous les travaux connus, les renvois nombreux aux mémoires originaux offriront de précieuses facilités pour se mettre au courant de la littérature scientifique.

Je ne veux pas laisser échapper cette occasion de témoigner à M. le professeur Sachs, ma plus vive gratitude pour l'intérêt qu'il a mis à mon travail et l'inépuisable obligeance avec laquelle il m'a aidé à élucider les points restés obscurs pour moi.

Genève, septembre 1868.

Marc MICHELI.

## INTRODUCTION

---

Notre but, en écrivant cet ouvrage, est de montrer jusqu'où la science physiologique est arrivée en cherchant à analyser les principales manifestations de la vie végétale et à remonter à leurs causes.

Dans ce but, nous avons d'abord réuni autant que possible des extraits de tous les ouvrages existants ; ce travail seul nous a pris plus de six ans. Lorsque, n'ayant pu nous procurer le mémoire original lui-même, nous avons dû nous contenter de renseignements de seconde main, nous l'avons soigneusement indiqué dans le texte. Il ne nous a pas été possible d'analyser à temps quelques études qui ont paru pendant l'impression de ce volume ; mais aucune n'eût amené de notables modifications.

Ce travail bibliographique n'était toutefois qu'une sorte de préparation ; il fallait encore coordonner les faits, chercher des preuves à l'appui et surtout bien mettre en saillie ce qui avait une valeur réelle. Nous avons consacré beaucoup de temps et de soins à cette partie de notre ouvrage, et c'est à elle avant tout que nous rapportons la valeur scientifique qu'il peut avoir. Nous avons accompagné l'exposé des faits de remarques critiques lorsque cela nous a paru absolument nécessaire ; mais le plus souvent nous nous som-

mes contentés de distinguer par la tournure même de nos phrases, les conclusions positives de celles qui l'étaient moins.

Nous avons cherché à classer et à grouper ces matériaux, d'une manière claire pour le lecteur et qui, en même temps, lui donnât une esquisse aussi nette que possible du champ de ces recherches. Nous croyons que l'état actuel de la science nous justifie suffisamment d'avoir laissé de côté le plan généralement adopté dans les traités de physiologie et suivi une autre marche dans l'exposé des faits.

Si nous n'avons pas consacré un chapitre spécial à la diffusion, c'est que les lois les plus générales qui régissent cette propriété, appartiennent plutôt à la physique pure; ses manifestations particulières dans la vie végétale sont fort peu connues et trouvent tout naturellement leur place dans l'étude d'autres phénomènes. — Enfin, on remarquera encore que la reproduction des plantes ne joue aucun rôle dans cet ouvrage; tout ce qui est connu de cette fonction sera exposé en détails dans les volumes 2 et 3 de ce Traité. Quant aux causes physiques de la différence des sexes, et aux phénomènes chimiques et moléculaires qui accompagnent la fécondation, ce sont des sujets trop mystérieux pour que nous fussions en mesure de leur consacrer un chapitre.

Bonne, le 8 octobre 1865.

J. SACHS.

# I

## LUMIÈRE

---

### CHAPITRE PREMIER

#### **Influence de la lumière sur la végétation.**

§ 1. Les rayons lumineux sont la source d'une force qui agit sur la plante de l'extérieur à l'intérieur ; suivant leur degré de réfrangibilité et l'intensité de leurs vibrations, les ondes pénètrent plus ou moins profondément dans les tissus, et là, par une transmission de mouvements, deviennent la cause de phénomènes chimiques, caloriques ou mécaniques.

La vie végétale prise à un point de vue général dépend de ces forces mises en action dans les cellules à chlorophylle par l'influence des vibrations lumineuses. Certains phénomènes peuvent cependant s'accomplir dans l'obscurité et il est même des plantes qui n'en sortent jamais. La végétation et la croissance des organes nécessitent un certain nombre de combinaisons chimiques qui sont effectuées par les cellules aux dépens de l'acide carbonique, de l'eau, de l'acide nitrique et d'autres substances très-oxygénées. Dans ce but, une certaine proportion d'oxygène doit être d'abord éliminée et cette proportion correspond à peu près à celle qu'absorberait la plante en brûlant, c'est-à-dire en se transformant en acide carbonique et en eau. Cette élimination d'oxygène est le seul indice externe du travail par lequel, dans l'intérieur des cellules, des combinaisons très-oxygénées sont transformées en d'autres qui le sont beaucoup moins. Or, ce phénomène dépend entièrement de l'énergie

avec laquelle les ondes lumineuses pénètrent dans l'intérieur des cellules à chlorophylle. Ces dernières sont donc l'organe auquel la lumière donne la force de vaincre l'affinité chimique de l'oxygène, force qui correspond à peu près à l'équivalent mécanique de la chaleur produite par la combustion de la plante.

Mais ce n'est pas à cette fonction seulement que se borne le rôle de la lumière. Non contente de donner l'impulsion à la force assimilante, elle concourt encore à la formation de l'organe assimilant lui-même. C'est un fait bien connu que les grains de chlorophylle, soit chez les Dicotylédones, soit chez les Monocotylédones, ne se développent entièrement que sous l'influence de cet agent. Au bout d'un certain temps, la plante a accumulé dans ses tissus une quantité notable de principes élaborés susceptibles de s'organiser, elle a ainsi, en quelque sorte, fait provision de force. Elle peut alors passer sans l'intervention de la lumière par une longue série de modifications chimiques et plastiques (phénomènes de croissance), mettant ainsi à profit dans l'obscurité le capital de forces et de substances qu'elle a accumulé auparavant. Pour faire mieux comprendre cela, nous diviserons les diverses phases de la croissance en deux périodes distinctes. La première, qui comprend tout ce qui tient à l'origine des cellules et à leur développement dans les cellules mères, etc., paraît (tant d'après des expériences que par l'observation des faits) n'avoir aucun besoin de lumière pour s'effectuer et être même gênée par elle. Durant la seconde période les organes sortiront du bourgeon pour prendre leur forme définitive; les cellules à peine indiquées s'étendront dans différentes directions; tout cela, pour les organes verts du moins, ne peut se passer que sous l'influence de la lumière. Dans l'obscurité, les racines, les fleurs, les fruits, les semences, les éléments du corps ligneux pourront bien atteindre leur condition normale, pourvu toutefois que les matériaux nécessaires à leur croissance leur soient fournis. Mais les entre-nœuds, les pétioles des feuilles, etc., y acquerront une longueur tout à fait inusitée tandis que les limbes resteront trop petits. C'est donc la lumière elle-même qui règle l'étendue des surfaces par lesquelles ses rayons pénètrent dans la plante. En outre son intensité est modifiée par le sinus de l'angle d'incidence des rayons: quand cet angle sera droit elle atteindra son maximum. La propriété des entre-nœuds de se tourner vers la lumière tend à obtenir ce résultat. Par l'héliotropisme les organes d'assimilation seront donc placés dans la position la plus favorable pour recevoir les rayons. Si d'un côté l'as-

pect des plantes qui ont crû dans l'obscurité nous montre combien est importante l'influence de la lumière sur leur développement, si d'un autre côté la non-augmentation de poids et l'élimination constante d'acide carbonique dans l'obscurité nous prouvent que ce n'est qu'à une lumière suffisante que la chlorophylle a la propriété d'assimiler, un autre ordre de faits se rapportant à un nombre restreint de plantes vient corroborer encore l'importance de cet agent. Les cellules d'algues mobiles se meuvent de préférence dans le plan du rayon incident et tournent sur elles-mêmes dans un plan perpendiculaire à celui-ci. Ce n'est que sous l'influence de la lumière que les feuilles soit sensibles soit douées d'un mouvement périodique, sont mobiles. Dans l'obscurité elles sont rigides et comme endormies.

Tout ce qui a été dit jusqu'à présent se rapporte exclusivement aux plantes vertes. Mais il y en a un très-grand nombre qui ne possèdent pas de chlorophylle et qui par conséquent sont soustraites à l'influence de la lumière ou même vivent toujours dans l'obscurité. Cela implique pour ces plantes la nécessité de travailler à leur accroissement sans élimination d'oxygène : il faut qu'elles trouvent les substances organisées toutes prêtes. La nature y a pourvu en les rendant parasites des plantes à chlorophylle ou en les faisant vivre aux dépens des corps morts dont elles utilisent une fois de plus les éléments. Ces végétaux ne sont donc pas une exception, mais bien plutôt une confirmation de la règle générale sur les rapports de la lumière avec la végétation.

Le rapport entre la lumière et la végétation ouvre aux recherches un problème aussi intéressant que difficile : difficile parce que la lumière est composée de bien des forces différentes. Chaque espèce de rayons lumineux doit être considérée, suivant l'intensité de ses vibrations, comme une force particulière ayant sur la plante des effets particuliers. Il ne suffit pas de dire que tel ou tel effet a été produit par la lumière : il faut savoir quels sont les rayons qui ont agi le plus activement. On peut arriver à une solution en s'adressant successivement aux divers éléments du spectre. Mais le plus grand obstacle dans ces observations, c'est le manque d'une bonne méthode photométrique. Indépendamment de la difficulté d'apprécier l'intensité de la lumière pendant les expériences un peu longues, on manque d'une méthode pratique pour mesurer les rayons vraiment actifs dans un phénomène donné. Les sels de mercure ou le gaz de chlore détonnant qui nous donnent le moyen d'apprécier l'intensité chimique d'une lumière, ne servent de rien lorsqu'il s'agit de l'assimilation dans les plantes. En effet, ce sont les rayons les plus éclairants et les moins réfrangibles qui paraissent y jouer le rôle important, tandis qu'ils sont sans influence sur le photomètre. Une méthode photométrique qui ne



constate que les rayons visibles ne peut pas davantage s'employer dans les observations physiologiques, puisque les rayons obscurs jouent quelquefois un rôle fort important. (Par exemple, les rayons ultra-violetts semblent avoir une grande influence sur tous les phénomènes d'héliotropisme.) Enfin, une méthode vraiment pratique devrait aussi tenir compte des apparences de fluorescence <sup>1</sup>.

Il est donc impossible de comparer les résultats produits dans les plantes avec l'intensité de la lumière qui y a concouru. Il faut se contenter dans les observations, d'approximations telles que de soumettre la plante aux extrêmes du jour et de la nuit. Il est impossible de mesurer exactement le minimum d'intensité lumineuse nécessaire pour produire un certain effet. Il faut ici se prémunir contre une erreur communément répandue. Lorsqu'on parle de phénomènes végétatifs qui s'accomplissent bien dans l'obscurité, on entend souvent dire qu'il n'y a pas d'obscurité absolue. Cet argument ne signifie rien. De même que pour montrer qu'un phénomène dépend de la température, on se borne à prouver qu'il varie à différents degrés du thermomètre, sans se croire obligé de descendre au zéro absolu, de même aussi on aura prouvé la dépendance d'une fonction vitale de la lumière quand on aura montré qu'elle s'accomplit plus ou moins bien suivant l'intensité des rayons. Si elle ne change pas dans ces conditions-là, on aura également démontré qu'elle est indépendante de la lumière, sans se croire obligé de recourir à l'obscurité absolue. Par exemple, les cotylédons de pin qui deviennent aussi verts dans une obscurité profonde qu'au jour le plus éclatant, sont bien évidemment indépendants de la lumière, et il ne viendra à l'esprit de personne de rechercher si cette obscurité est ou n'est pas absolue.

#### a. Pénétration de la lumière dans l'intérieur des plantes.

§ 2. La profondeur à laquelle les rayons lumineux pénètrent dans l'intérieur des tissus dépend d'un côté de leur réfrangibilité et de leur intensité, de l'autre de la structure anatomique des cellules et de la constitution chimique de leur contenu.

Les lois de l'absorption <sup>2</sup> prouvent que, toutes choses égales d'ailleurs, la lumière la plus intense pénétrera plus profondément. Quant à la structure des tissus, le rayon sera surtout modifié par la fréquence de ses passages du liquide cellulaire et des parois saturées d'eau dans l'air : la forme et la grandeur des espaces intercellulaires joueront donc le grand rôle. Ce fait est facile à démontrer : lorsque sous la pompe pneumatique on injecte d'eau des feuilles ou des fragments de tiges, ils deviennent beaucoup plus transparents, comme le papier humide. L'opacité atteindra son maximum quand

<sup>1</sup> Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen, von Jul. Sachs, in Botan. Zeitg. 1864, n° 47-49.

<sup>2</sup> A. Wüllner, Lehrbuch der Experimentalphysik, I, 785.

l'intérieur des cellules mêmes est plein d'air et que les parois sont pénétrées de matière colorante comme dans les formations subéreuses si souvent utilisées dans le règne végétal comme enveloppes protectrices. Les surfaces unies et brillantes des jeunes entre-nœuds, des feuilles, des fruits dans lesquels une partie du rayon incident est écarté par réflexion jouent un rôle exactement inverse. Il est évident aussi qu'un épais revêtement de poils ne sert pas seulement à l'absorption et à l'émission des rayons calorifiques, mais a aussi un rôle à jouer vis-à-vis de la lumière. Au reste, des observations directes manquent sur ce sujet. — La profondeur à laquelle pénètrent les rayons diversement colorés dépend principalement de la couleur de la sève et du contenu granuleux des cellules. Mes recherches, les seules qui, jusqu'à présent, aient été faites dans cette direction, semblent prouver que plus les rayons sont réfringibles, plus ils sont absorbés par les couches superficielles. Ainsi en général les rayons bleus, violets et ultra-violets, pénétreront moins profondément que les verts, les rouges et les jaunes. Une plante bien éclairée ne recevra donc pas seulement à des profondeurs inégales une lumière d'intensité diverse, mais chaque classe de rayons atteindra suivant sa couleur une région plus ou moins profonde et s'y manifestera comme agent de forces différentes. Une couche remplie de chlorophylle aura beaucoup d'influence et se conduira à cet égard à peu près comme une solution alcoolique de chlorophylle, c'est-à-dire qu'elle absorbera surtout les rayons bleus, violets et ultra-violets et certaines parties des rayons jaunes et verts : elle exercera en outre une certaine fluorescence. Les parties situées derrière des couches à chlorophylle recevront donc une lumière avant tout verte et rouge foncé.

D'après le principe de la corrélation des forces, les vibrations des rayons absorbés ne cessent pas mais se transforment en une autre espèce de mouvement ; les propriétés chimiques et thermiques auront toute leur influence à la place même où les rayons ont été absorbés, pourvu que ceux-ci ne servent pas à la production de rayons fluorescents d'une réfringibilité moindre. Il est donc naturel que les grains de chlorophylle dans lesquels les phénomènes photo-chimiques sont les plus accentués soient doués d'un pouvoir absorbant très-énergique. Des rayons qui ont traversé un tissu riche en chlorophylle n'auraient plus beaucoup d'influence sur des couches analogues. Cela explique pourquoi les feuilles dans lesquelles

les grains de chlorophylle recouvrent entièrement les parois des cellules, sont toujours très-minces.

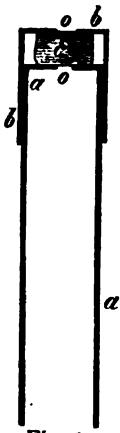


Fig. 1.

Pour me rendre compte de la profondeur à laquelle la lumière est encore appréciable à l'œil, j'ai employé un simple diaphanoscope<sup>1</sup> (fig. 1); *a a* est un cylindre de carton épais taillé de façon à pouvoir s'appliquer exactement sur l'œil; *b b* est un second cylindre de même nature, et dans les fonds des deux cylindres on perce deux trous *o o* d'un centimètre carré. Les fragments à examiner *c* sont placés entre les deux trous; l'ouverture inférieure contre l'œil, l'instrument est dirigé contre le soleil ou contre un nuage blanc bien éclairé. Il faut toujours un moment avant qu'on puisse se rendre bien compte de ce que l'on voit. Voici les résultats obtenus en plaçant en *c* un certain nombre de feuilles fraîches bien vertes :

Objet examiné.

Lumière qui a traversé.

3 jeunes feuilles de cerisier. . . . .	Clair, vert foncé.
4 idem . . . . .	Brun rouge faible.
5 idem . . . . .	Aucune lumière appréciable.
7 feuilles de <i>Sonchus asper</i> . . . . .	Rouge sang foncé.
9 idem. . . . .	Opaque.
6 feuilles de <i>Cynanchum vincetoxicum</i> . . .	Rouge sang foncé.
5 feuilles de <i>Polygonum fagopyrum</i> . . . . .	Vert clair.
8 idem. . . . .	Rouge sang foncé.
3 cent. d'épaisseur d'une pomme non mûre.	Vert clair, lumineux.
3 cent. d'épaisseur d'un chou-rave avec la peau . . . . .	Apparence vert clair.
2 cent. d'ép. d'un chou-rave sans la peau.	Incolore, très-lumineux.
3,7 c. de pomme de terre avec double peau.	Apparence rouge.

En outre<sup>2</sup>, la moitié de la coupe longitudinale d'un entre-nœud de *Sambucus nigra* de 10<sup>mm</sup> d'épaisseur laissa passer à travers l'écorce, le bois et la moelle une lumière vert clair assez forte, bien que le soleil fût caché. Le même jour, une même lumière d'un vert clair traversait 14<sup>mm</sup> de chair d'abricot. Au soleil, une jeune figue de 18<sup>mm</sup> laisse pénétrer jusque dans son intérieur une lumière verdâtre, etc.

Pour analyser la lumière qui a traversé différentes épaisseurs de tissus, j'ai employé, en 1860 (Ueber Durchleuchtung der Pfl. Th. 1. c.), un instru-

<sup>1</sup> Ueber die Durchleuchtung der Pflanzentheile von J. Sachs in Sitzungsber. der k. k. Akad. d. Wiss. Wien, 1860, XLIII.

<sup>2</sup> Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung von J. Sachs, in Bot. Zeitg. 1863, Beilage.

ment que j'ai nommé Diaphanoscope analyseur. Le spectroscopie représenté dans la fig. 2<sup>a</sup> est un peu perfectionné : *a*, *c*, *d* sont des cylindres de laiton noirci engagés les uns dans les autres à frottement dur : sur le diaphragme *e* sont deux plaques de Gravesand, dont l'une est mobile par la vis *s*. De l'ouverture *e* au diaphragme *b* il y a 15 déc. La largeur du tube *a* est 3,6 cent. Le rayon lumineux *L*, qui a passé à travers les ouvertures *e* et *b*, vient tomber sur le prisme de flint-glass *p*, dont l'axe est dans le diamètre du tube *c* et qui peut se mouvoir au moyen d'une vis faisant saillie à l'extérieur. Le rayon réfracté arrive à l'œil à travers une ouverture latérale du couvercle *I*. Les morceaux de tissus à examiner sont placés en avant de l'ouverture *e* comme dans la fig. 1. S'il s'agit de liquide, la fig. 2 montre un appareil spécial qui se place dans l'ouverture du tube *a*; *g* est un cylindre en corne noire avec une saillie annulaire à l'intérieur. Une plaque de verre *x* est placée comme fond et maintenue par un anneau vissé dans la corne. Le liquide à examiner est versé dans l'espace *R*; une deuxième plaque de verre *x* est fixée de la même façon, et l'appareil est maintenu à l'entrée du tube *a* par des morceaux de liège. On doit toujours avoir soin de placer une bande de caoutchouc au-dessous des plaques de verre. En outre, il faut avoir plusieurs de ces appareils pour varier l'épaisseur des couches de liquide. — Pour voir si les rayons ultra-violet fluorescents peuvent passer à travers des tissus, j'ai employé le cylindre de verre *c c*, fig. 3<sup>a</sup>; on l'enveloppe de plusieurs doubles de papier noir, dans lesquels on perce un trou en *o*. On remplit le cylindre jusqu'en *n* avec une solution de sulfate de quinine. Les tissus à examiner sont placés contre l'ouverture *o* pendant que l'œil s'applique à la partie supérieure du cylindre *c*. Si les rayons fluorescents traversent, on voit un faisceau de lumière bleue traverser le liquide depuis *o*. Au moyen du spectroscopie analyseur, de l'appareil de la fig. 3, j'ai prouvé que les tissus riches ou pauvres en chlorophylle absorbent d'abord les rayons ultra-violets, puis les violets, les bleus, enfin les verts et les rouges. J'ai montré, de plus, que des couches de feuilles de différentes épaisseurs se conduisent à l'égard de la lumière exactement comme leur extrait alcoolique (Durchl. d. Pf. Th. l. c.). Ce fait a été constaté en 1862 par Simmler, et en 1863 par Valentin<sup>3</sup>. Les rayons fluorescents agissant sur la quinine sont très-fortement absorbés par les feuilles vertes. Mais si on décolore les feuilles dans l'alcool, les propriétés absorbantes de la chlorophylle disparaissent, et l'on voit le spectre du rouge jusqu'au violet. De même

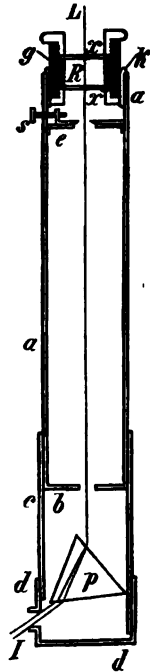


Fig. 2.

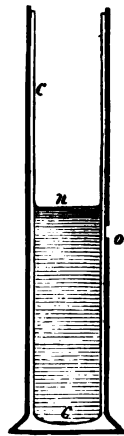


Fig. 3.

<sup>1</sup> Wirkungen farbigen Lichts von J. Sachs in Bot. Zeitg. 1864.

<sup>2</sup> Durchleucht. der Pf. Th., l. c.

<sup>3</sup> Der Gebrauch des Spectroscops zu physiol. und ärztl. Zwecken von Valentin,

pour les feuilles étiolées et chlorosées, qui n'empêchent point la fluorescence de la quinine. Mais si on place les feuilles étiolées à la lumière dès qu'elles commencent à reverdir, le pouvoir absorbant de la chlorophylle reparait (J. Sachs l. c., p. 278). Voilà comme exemple le résultat de quelques observations :

<i>Objet examiné.</i>	<i>* Lumière qui a traversé.</i>
Tubercule de pomme de terre: pelure.	Spectre entier, fluorescence faible.
Parenchyme: 1 <sup>mm</sup> . . . . .	Spectre entier, fluorescence forte.
Id. 7 <sup>mm</sup> . . . . .	Spectre entier, fluorescence nulle.
Id. 10 <sup>mm</sup> . . . . .	Rouge à bleu.
Id. 32 <sup>mm</sup> . . . . .	Rouge à vert.
Pomme mal mûre :	
Parenchyme et peau 2 <sup>mm</sup> épais.	Rouge à violet : fluorescence.
Id. sans peau 6 <sup>mm</sup> . . . . .	Rouge à bleu.
Id. Id. 10 <sup>mm</sup> . . . . .	Rouge à vert.
Id. Id. 23 <sup>mm</sup> . . . . .	Rouge à vert (faible).

Il est à peine nécessaire de remarquer qu'à mesure que certains couleurs disparaissent, les autres deviennent plus faibles. — De semblables recherches, faites sur des pétales ou d'autres parties diversement colorées, ont donné des résultats très-variés qui n'ont pas encore pu être ramenés à une loi et expliqués physiologiquement<sup>1</sup>. — On ne connaît pas davantage la signification physiologique de la fluorescence dans l'intérieur des tissus<sup>2</sup>. — Le sujet discuté dans ce paragraphe demande à être repris et traité de nouveau à fond; nous ne possédons encore que des données très-insuffisantes; si j'ai néanmoins placé en tête de ce volume des matériaux aussi incomplets, c'est que je crois que de pareilles recherches sont à la base de l'explication physiologique de l'influence de la lumière sur les plantes.

## b. Influence de la lumière sur la création et la destruction du principe colorant des plantes.

§ 3. La production du principe colorant dans toutes les plantes monocotylédones ou dicotylédones, que j'ai étudiées, est liée à une certaine intensité de la lumière: quand l'illumination descend au-dessous d'un certain minimum qui n'est pas exactement déterminé, la couleur verte est remplacée par une teinte jaune clair. Les cotylédons des genres *Pinus* et *Thuya* (et peut-être de toutes les *Gymnospermes*) font exception à cette règle: incolores dans l'origine, ils prennent pendant la germination une couleur verte très-

1863, p. 69, où il y a beaucoup de détails sur le spectre de la chlorophylle; sur le même sujet, voy. Harting in Pogg. Ann. Bd. 96, 1855, p. 543.

<sup>1</sup> Durchleuchtung, etc., p. 281. Valentin, Geb. des Sp., p. 71.

<sup>2</sup> Stockes in Pogg. Ann. Ergänzung IV und Philos. Transactions, 1852, II. — Sachs, Flora, 1862, p. 210.

foncée aussi bien dans l'obscurité la plus profonde qu'à la lumière même du soleil. Il est possible, sans qu'on puisse encore l'affirmer, qu'il en soit de même des rejetons de fougères; pour les autres cryptogames, je n'en sais rien. En tous cas, que le développement de la couleur verte soit ou non dépendant de la lumière, il est toujours lié à une certaine température: pour chaque plante il y a un minimum qui ne doit pas être dépassé, et qui, du reste, ne correspond pas à celui du développement des feuilles; il existe souvent des degrés intermédiaires où, par l'éclairage le plus brillant, les jeunes feuilles restent incolores. Les cotylédons de gymnospermes sont soumis à cette règle comme les autres. L'influence de la température est donc encore plus étendue que celle de la lumière dans le développement de la chlorophylle. — Quant aux rayons qui jouent le plus grand rôle dans ce phénomène, toutes les observations s'accordent à prouver que les diverses régions du spectre doivent toutes avoir une certaine action, mais que ce sont les parties les plus éclairantes (rayons jaunes et voisins) chez lesquelles elle se manifeste avec la plus grande énergie. L'influence de la lumière sur la formation de la chlorophylle n'est donc point parallèle à celle qu'elle exerce sur le chlorure d'argent.

Dans le développement de la chlorophylle il faut distinguer, comme je l'ai démontré ailleurs<sup>1</sup>, la formation plastique des grains et la production du principe colorant. La première phase s'accomplit par la division de la couche pariétale du protoplasma (comme cela se passe dans la formation des Gonidies de beaucoup d'algues), et peut avoir lieu soit chez des monocotylédones, soit chez des dicotylédones dans l'obscurité la plus profonde, comme je l'ai observé pour le *Phaseolus multiflorus*, *Cucurbita*, *Beta vulgaris*, *Helianthus annuus* et *tuberosus*, *Dahlia variabilis*, *Allium cepa*<sup>2</sup>. De cette manière se forment des grains de chlorophylle jaunes (étiolés) qui, lorsqu'on les soumet à l'influence de la lumière, verdissent et grossissent. Dans le développement normal, la formation des grains et leur coloration marchent parallèlement; même quelquefois le protoplasma est vert avant d'être divisé en grains<sup>3</sup>. Ainsi, les deux éléments nécessaires à la formation de la chlorophylle sont, en quelque manière, indépendants l'un de l'autre, et ce n'est que par son influence chimique sur la couleur verte que la lumière est indispensable. Il est même probable qu'une partie seulement de la couleur verte se développe à la lumière. D'après les données de Frémy<sup>4</sup>, la couleur verte de la chlorophylle serait décomposable en un principe bleu et un jaune; ce serait à ce dernier que

<sup>1</sup> Lotos, Prague, 1859, janvier, Bot. Zeitg. 1862, p. 365 et 1864, p. 289.

<sup>2</sup> Voy. Ann. des Sc. nat. 1857, le travail de M. A. Gris sur la chlorophylle.

<sup>3</sup> *Cucurbita* et *Vicia faba*, Bot. Zeitg. 1862, p. 366.

<sup>4</sup> Ann. des Sc. nat. 1860, t. XIII, p. 45.

les feuilles étiolées dans l'obscurité devraient leur coloration. Dans une plante étiolée qu'on soumet à l'influence de la lumière, il se développerait donc en réalité un principe bleu qui, par son mélange avec le principe jaune préexistant, produirait la couleur verte. L'expérience de Frémy, qui demande à être reprise, traitée plus à fond, se fait comme suit : dans une solution alcoolique de chlorophylle, on verse deux parties d'éther et une partie d'acide chlorhydrique dilué ; on agite le mélange, et une couche d'éther colorée en jaune se sépare de l'acide chlorhydrique coloré en bleu. — Les cellules qui verdissent dans l'obscurité renferment peut-être une substance qui agit sur le protoplasma comme dans d'autres cas la lumière. C'est ce que semblerait prouver le fait, par moi découvert <sup>1</sup>, que des grains de chlorophylle étiolés ou même du protoplasma, qui doit plus tard se transformer en chlorophylle, sont capables de prendre sous l'influence de l'acide sulfurique fumant une couleur verte semblable à celle des grains de chlorophylle parfaits. Les données sur la composition chimique du principe vert ne nous apprennent rien d'important. Le rapport du fer avec la formation <sup>2</sup> de la chlorophylle se trouvera au chapitre : « Principes nutritifs. »

Les anciennes notions sur le verdissement dans l'obscurité <sup>3</sup> sont ou inexactes ou trop peu précises pour avoir une valeur scientifique. Les embryons verts de beaucoup de plantes ne sont point, comme on l'a cru longtemps, un exemple de chlorophylle verdie dans l'obscurité. La lumière pénètre à travers les parois du carpelle et le testa de la graine avec assez d'énergie pour amener ce résultat. C'est ce que montrent des expériences de Böhm, que lui-même a mal interprétées (v. Bot. Ztg. 1859, p. 28), dans lesquelles des embryons d'*Acer*, *Raphanus*, *Astragalus* et *Celtis* n'ont pas verdi dans l'obscurité. Le premier exemple que j'aie observé de chlorophylle développée dans l'obscurité est celui du *Pinus pinea*, (*Lotos* l. c.), et plus tard du *P. canadensis*, *sylvestris*, *Strobus*, *Thuya orientalis* <sup>4</sup>. Ces cotylédons, d'abord incolores, deviennent plus tard verts, bien qu'encore entourés de l'endosperme opaque, du testa de la graine enfoncée sous deux à trois pouces de terre et lorsque, de plus, le vase qui les renferme est couvert d'un récipient opaque et placé dans un endroit obscur ; des graines de Graminées et de Crucifères semées en même temps donnèrent, comme on pouvait s'y attendre, des plantes complètement étiolées. — Ce que j'ai dit plus haut des fougères se rapporte à des expériences faites sur de forts pieds d'*Adiantum capillus veneris*, *Polypodium vulgare*, *Aspidium spinulosum*, *Scolopendrium officinarum*, *Pteris chrysocarpa*, dont toutes les frondes, même celles qui dépassaient à peine la terre, avaient été coupées. Dans cet état, les plantes furent mises dans l'obscurité et y restèrent plusieurs mois ; les frondes développées pendant

<sup>1</sup> Sachs, *Lotos*, Prague, 1859, janvier.

<sup>2</sup> Pfaundler in *Ann. der Chem. und Pharm.*, XII, p. 37.

<sup>3</sup> Particulièrement celles de Humboldt qu'on cite souvent ; de Candolle, *Physiologie*, II.

<sup>4</sup> *Flora*, 1862, p. 213 ; 1864, n° 32. H. von Mohl (*Bot. Zeitg.* 1861, p. 258) montra que le pigment vert des germes du pin est bien réellement de la chlorophylle en grains, colorée en bleu verdâtre par  $\text{SO}_2$ , et donnant par l'alcool une solution verte fluorescent en rouge.

ce temps étaient fort hautes, le limbe très-petit mais d'une couleur verte foncée. Supposez même qu'une partie de cette couleur verte se fût déjà formée dans le bourgeon, celui-ci entouré de toutes les parties plus âgées, plus ou moins caché dans la terre, ne recevait certes pas une lumière bien intense. — J. Böhm a publié en 1863 une observation tout à fait isolée, d'après laquelle des cotylédons de *Pinus pinea*, qui avaient germé par une température de 5 à 7° R., n'ont pas verdi. Il n'a pas reconnu la loi très-importante de la nécessité absolue d'un certain degré de température, loi que j'ai démontrée (*Flora*, 1864, n° 32). Pour le *Pinus pinea* et le *P. canadensis*, j'ai toujours trouvé que les cotylédons restaient jaunes lorsque la germination avait lieu par une température de 11,7° C. Böhm n'a pas remarqué qu'une température suffisamment élevée pour le développement des parties du germe, ne l'est pas toujours assez pour provoquer le verdissement. J'ai déjà observé ce fait intéressant pendant l'été si froid de 1862 sur le *Holcus saccharatus*, *Zea Mais*, *Setaria italica*, *Cucurbita Pepo*, *Phaseolus multiflorus* et *vulgaris* végétant en pleine terre; la température défavorable du mois de juin fut bien suffisante pour amener le développement de feuilles nouvelles, mais celles-ci restèrent jaunes et ne verdirent que postérieurement par un temps plus chaud. J'ai trouvé (l. c.) que des feuilles étiolées d'un germe de *Phaseolus multiflorus* devenaient vertes en quelques heures par une température de 30 à 33° C., mais à la lumière seulement; dans l'obscurité elles restaient jaunes; de 17 à 20° C. le verdissement fut beaucoup plus lent; de 8 à 10° C. en sept heures il n'y en avait encore aucune trace, et au-dessous de 6° les feuilles restèrent quinze jours sans modifications. Des germes de *Mais* étiolés ne se colorèrent pas dans l'obscurité par une température de 24 à 35° C. A la lumière faible de l'intérieur d'une chambre il y avait déjà, au bout d'une heure et demie, un effet manifeste, et au bout de sept heures les feuilles étaient tout à fait vertes et d'aspect normal. De 16 à 17°, ce n'est qu'au bout de cinq heures que les premières traces de couleur furent visibles; de 13 à 14° C., au bout de sept heures, il n'y avait encore rien, et au-dessous de 6° les feuilles restèrent quinze jours à la lumière sans se modifier. — *Brassica Napus*: de 13 à 14° C. sur la fenêtre, les germes étiolés étaient déjà verts au bout de vingt-quatre heures; de 3 à 5° C., au bout de trois jours on voyait quelques traces de vert, et au bout de sept jours la coloration était complète. — Les jeunes feuilles d'*Allium Cepa*, au sortir de l'oignon, restèrent sans se colorer neuf heures en plein air de 0 à 9,4° C.; au bout du même temps, elles étaient d'un vert clair par une température de 15° C. et tout à fait colorées dans la chambre de 20 à 30° C. Des feuilles dans les mêmes conditions observées par un jour nuageux: de 33-36° C., dans l'obscurité, en quatre heures il n'y eut aucun changement; dans la chambre, un verdissement positif; de 13-14° C. aucun effet ne se produisit dans le même temps. — Des expériences semblables faites sur le *Carthamus tinctorius* et le *Cucurbita Pepo* montrèrent d'une manière parfaitement décisive que ni la lumière ni la température isolées ne sont capables de produire le verdissement; elles doivent travailler ensemble avec une certaine intensité. A éclairage égal, une élévation de température hâte le phénomène. Je crois avoir reconnu que, dans le *Cucurbita Pepo*, la lumière restant la même, la vitesse du verdissement croissait comme le carré des



températures. — Pour les observations faites avec un très-haut degré du thermomètre j'en réfère au chapitre : « Influence de la chaleur. »

L'influence de la lumière sur le verdissement est tout à fait locale et limitée à l'endroit même rencontré par le rayon. Si l'on fixe une petite lame de plomb sur une feuille étiolée, le reste de la feuille se colorera, tandis que la partie protégée par la lamelle restera jaune. Mais il faut que l'écran soit exactement appliqué : s'il peut pénétrer la moindre lumière par-dessous, la partie protégée se verdira, même avant les autres, à cause de la température plus élevée de la lamelle de plomb. C'est comme cela que j'explique que des feuilles de maïs enveloppées d'un cornet de papier ont verdi plus tôt que les autres <sup>1</sup>.

La lumière artificielle suffit pour verdir de la chlorophylle étiolée : P. de Candolle <sup>2</sup> a vu des germes de *Lepidium sativum*, *Sinapis alba*, *Myagrum sativum*, verdir à la lumière de six lampes d'Argand. Hervé Mangon <sup>3</sup> produisit par la lumière électrique le même effet sur des feuilles de seigle.

L'influence de lumières diversement colorées, sur le verdissement, a été étudiée par Daubeny, D.-B. Gardner, Hunt, Guillemain et moi-même. Pour les détails de mes expériences, je renvoie à mon travail : « Ueber die Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen. » Bot. Zeitg. 1864. Je me bornerai à indiquer la méthode que j'ai employée et je rapporterai les résultats obtenus par Guillemain. Suivant la méthode de Gardner il plaçait des germes sous l'influence des différentes parties du spectre, isolées par des écrans <sup>4</sup> : il travaillait dans une chambre sombre avec des prismes de cristal de roche, de sel gemme et de flint-glass. Il porta son attention soit sur la rapidité, soit sur l'intensité du verdissement. « Si l'on prolonge, dit-il, les courbes d'intensité lumineuse d'un côté jusqu'aux rayons fluorescents, de l'autre jusqu'au maximum calorifique, en ayant soin de ne pas les laisser tomber brusquement au delà du rouge et du violet, on aura une représentation assez exacte de l'énergie de l'influence de chaque rayon sur la chlorophylle. » Le maximum d'intensité tombe sur les rayons jaunes et voisins, ainsi que Gardner l'avait trouvé. On voit déjà par là que l'influence de la lumière sur la chlorophylle n'est point parallèle à celle qu'elle exerce sur les sels d'argent. Gardner a montré qu'un rayon qui a traversé une solution de chromate de potasse et qui par conséquent a perdu toute influence sur une plaque photographique, peut encore verdifier des plantes. C'est ce

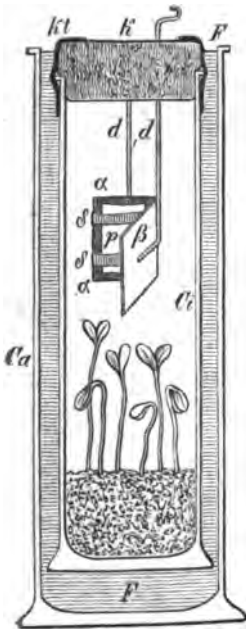


Fig. 4.

<sup>1</sup> Flora, 1862.

<sup>2</sup> Mém. prés. à l'Inst. des Sc. par divers savants. Math. et Phys. 1806, t. I, p. 332.

<sup>3</sup> Comptes rendus, 1861, p. 243.

<sup>4</sup> Production de la chlorophylle, etc. Ann. des Sc. nat. 1857, VII, 160.

que j'ai prouvé plus directement au moyen de l'appareil représenté dans la fig. 4'. Dans deux cylindres de verre *Ci*, égaux et incolores, on place une couche de quelques centimètres de terre ou de sable, pour recevoir les graines. On les recouvre de récipients opaques et, lorsque les germes étiolés sont bien développés, on place les vases *Ci* dans de plus grands cylindres *Ca* également incolores. Chaque vase *Ci* est préalablement muni d'un bouchon *k* bien exact, entouré pour plus de sûreté d'un anneau de caoutchouc *kt*. Le bouchon *k* est traversé par un fil de fer *d* qui supporte une plaque de carton noirci  $\alpha\alpha$ . Sur celle-ci passent deux bandes élastiques  $\delta\delta$  servant à fixer un morceau de papier photographique récemment préparé *p* (papier albumineux trempé dans une solution d'azotate d'argent et de sel de cuisine).  $\beta$  est une plaque de carton également noircie fixée à la tige *d* qui est mobile. Dans un appareil on remplit l'intervalle entre les deux cylindres *Ca* et *Ci* avec une solution concentrée de bichromate de potasse; dans un autre avec une solution d'oxyde de cuivre ammoniacale assez foncée pour ne laisser passer que peu ou point de rayons rouges, verts et jaunes. On prépare les appareils dans un endroit sombre et l'on abaisse la plaque du carton  $\beta$ . On les transporte ensuite à une place bien éclairée mais abritée du soleil et l'on retire la plaque  $\beta$ . De cette façon pendant toute la durée de l'expérience le papier photographique est frappé des mêmes rayons qui agissent sur les plantes. A la fin de l'expérience on abaisse la plaque  $\beta$  et l'on emporte les appareils dans l'endroit sombre pour examiner les résultats. — La solution du bichromate laisse passer des rayons rouges, oranges, jaunes et quelques rayons verts: l'oxyde de cuivre suffisamment concentré ne fournit que les rayons bleus, violets et ultraviolets. La lumière qui passe dans le premier cas, a perdu tout effet sur le papier photographique, tandis que dans le second elle le possède à un très-haut degré. Des expériences faites sur le *Triticum vulgare*, *Carthamus tinctorius*, *Sinapis alba*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Zea* Maïs, ont prouvé que les feuilles verdissent dans la lumière orangée plus vite que dans la lumière bleue; le papier photographique presque intact dans le premier cas, est très-fortement bruni dans le second. (Voir mon mémoire.)

§ 4. *Destruction de la matière verte par la lumière.* L'extrait alcoolique de la chlorophylle subit sous l'influence de la lumière solaire une décomposition qui détruit la couleur verte pour laisser à sa place une teinte jaune plus ou moins accusée. La lumière directe du soleil produit cet effet en très-peu de temps; la lumière diffuse beaucoup plus lentement. Le pouvoir de résistance de la chlorophylle semble varier d'une plante à l'autre; en tous cas, celle qui a été extraite de feuilles plus jeunes semble détruite avant celle qui provient de feuilles plus âgées. Pour la destruction de la couleur verte de la chlorophylle, comme pour sa production, la plus grande énergie paraît résider dans les rayons les plus éclairants du spectre.

Wirk. farbigen Lichts, etc. Bot. Zeitg. 1864.

Les rayons les plus réfrangibles agissent bien dans le même sens, mais beaucoup plus lentement. Encore une influence chimique de la lumière qui n'est pas parallèle à celle qu'elle exerce sur les sels d'argent. — Du papier à filtrer verdi par une solution de chlorophylle et desséché se décolore également à la lumière. Les modifications chimiques qui amènent ce résultat sont parfaitement inconnues.

J'ai démontré par l'expérience suivante<sup>1</sup> que les rayons les moins réfrangibles ont plus d'influence que les autres sur la destruction de la chlorophylle. On place au soleil trois appareils semblables à celui qui est représenté dans la fig. 5. Le cylindre en verre incolore *C* renferme dans un cas de l'eau, dans un autre une solution concentrée de bichromate de potasse; dans un autre de l'oxyde de cuivre ammoniacal. Le petit tube *e* maintenu par un fil de fer passé dans le bouchon de *C*, renferme dans les trois cas la même solution de chlorophylle. Des expériences faites sur des feuilles de seigle et d'épinard ont prouvé que dans la lumière jaune la décoloration est presque aussi rapide qu'à la lumière blanche; elle est beaucoup plus lente dans la lumière bleue<sup>2</sup>. Pour comparer la décoloration avec l'effet produit sur le papier photographique, on suspend le petit tube *e* dans l'intérieur de l'appareil de la fig. 4. Aux



Fig. 5.

rayons directs du soleil, la chlorophylle de blé se décolora en deux heures, également bien dans la lumière jaune et dans la blanche, tandis que le papier photographique était à peine nuancé. Dans la lumière bleue le papier était très-fortement coloré tandis que la chlorophylle n'offrait pas de changement appréciable.

Un fait intéressant, c'est que la lumière qui a traversé une couche de chlorophylle n'a plus d'effet sur la couche suivante aussi longtemps que la première n'est pas décolorée; elle a perdu la force, disons mieux, elle a laissé sur sa route les rayons nécessaires à cette action. On peut prouver la chose directement au moyen de l'appareil de la fig. 5: on n'a qu'à remplir l'intervalle entre *C* et *e* avec une solution de chlorophylle. Aussi longtemps qu'elle n'est pas entièrement décolorée, la solution dans le tube *e* ne subit aucune modification. J'ai pu, dans une occasion, renouveler et décolorer quatre fois la solution dans le vase *C* sans que celle de *e* fût influencée. Mais dès que la première couche est décolorée, la lumière commence à agir sur la seconde<sup>3</sup>. Il suit naturellement de là qu'à volumes égaux, la vitesse de décoloration d'une solution de chlorophylle est proportionnelle à sa surface de contact avec la lumière.

Mais la lumière qui a traversé une couche de chlorophylle non décolo-

<sup>1</sup> Wirk. farb. Lichts etc. Bot. Zeitg. 1864, 362.

<sup>2</sup> La liqueur colorée formait une couche de 1 à 2 cent. d'épaisseur.

<sup>3</sup> C'est le lieu de rappeler l'observation d'Eisenlohr (Lehrbuch der Physik, 1857, p. 213): « Draper a démontré que les rayons qui déterminent un dégagement d'O<sub>2</sub> dans l'eau de Cl. manquent à la lumière qui a traversé ce liquide. »

rée a encore la propriété de verdir des plantes étiolées ; ce ne sont donc pas les mêmes rayons qui opèrent la coloration et la décoloration de la chlorophylle. Pour le prouver, j'ai fait germer et étioier des grains de blé dans trois cylindres *Ci*, fig. 4. L'un fut laissé tel quel; les deux autres furent mis dans des cylindres *Ca*, le premier rempli de chromate de potasse, le deuxième d'une solution alcoolique de chlorophylle de seigle. La couche colorée avait 1 cent. d'épaisseur. L'expérience dura de 9 heures du matin à 3 heures après midi; température : 14-15° C. Les feuilles étio- lées avaient également bien verdi dans les trois appareils. La solution de chlorophylle était assez diluée pour qu'on pût voir la plante à travers. Une deuxième expérience, faite sur une plante de rave avec une solution beau- coup plus concentrée, montre le verdissement sensiblement plus lent qu'à la lumière blanche.

Quant aux modifications chimiques qui accompagnent la décoloration de la chlorophylle par la lumière, on sait, d'après les observations de Jo- din, qu'il y a beaucoup d'oxygène absorbé, et une petite quantité d'acide carbonique produit : 21,5 cent. cubes de solution alcoolique contenant 0,0731 gr. de chlorophylle absorbèrent en moins d'un mois sous l'in- fluence de la lumière 37,4 cent. cubes d'oxygène et produisirent 31 cent. cubes d'acide carbonique; en poids 1 de chlorophylle absorba 0,72 d'oxy- gène. Une solution analogue maintenue dans l'obscurité ne se décolora pas et n'absorba pas d'oxygène. Des solutions gardées pendant longtemps dans l'obscurité montrèrent à la lumière les mêmes phénomènes. — Une solution de xanthophylle se conduit de même (c'est une substance qui, suivant Jodin, accompagne toujours la chlorophylle; elle est de nature grasseuse, colorée en jaune, fusible à + 30-40° C.; saponifiée par les alcalis, soluble dans l'alcool, l'éther, etc., insoluble dans l'acide chlorhydry- que, elle se distinguerait de la chlorophylle en ne contenant pas d'azote); 11 cent. cubes d'une solution alcoolique contenant 0,088 de xanthophylle absorbèrent en 23 jours, sous l'influence de la lumière, 11,73 cent. cubes d'oxygène et produisirent 0,19 cent. cubes d'acide carbonique; en poids 1 de xanthophylle absorba 0,18 d'oxygène; dans l'obscurité il n'y eut pas d'absorption. Le phénomène est encore plus marqué si l'on emploie, au lieu d'alcool, une solution aqueuse de soude.

Ces observations ne sont, du reste, pas limitées à la chlorophylle et à la xanthophylle. Jodin a constaté la même chose pour les huiles éthérées et le tanin (v. § 12).

§ 5. *Rapport des grains de Chlorophylle avec la lumière.* — Sou- mise à l'influence de l'obscurité, la chlorophylle de beaucoup de plantes monocotylédones ou dicotylédones subit une destruction complète que la plante entière ou que des feuilles isolées soient artificiellement privées de jour. Ces feuilles-là deviennent d'abord vert clair, puis tachetées de jaune, puis enfin complètement jaunes. Dans certains cas (*Trapæolum majus*, *Phaseolus*) il suffit de trans- porter une plante qui a été élevée près de la fenêtre dans le fond de la chambre. — Les recherches microscopiques montrent que

cette décoloration ne tient pas seulement à une destruction de la matière verte, mais à une véritable dissolution des grains de chlorophylle. Ils perdent d'abord leur amidon; leurs contours deviennent moins nets et ils finissent par disparaître complètement de l'intérieur des cellules. Il ne reste plus, en définitive, que de petits corpuscules jaunes d'un aspect grassex qui n'ont aucun rapport avec les grains de chlorophylle étiolés des jeunes feuilles développées dans l'obscurité.

Gris<sup>1</sup> a déjà observé ces phénomènes, et je les ai décrits (Bot. Zeit., 1864, p. 290) tels qu'ils se présentent dans le *Cheiranthus Cheiri*, *Brassica Napus*, *Trapæolum majus*. Ces changements dans l'intérieur des cellules sont tout à fait analogues à ceux qui s'accomplissent en automne lors de la décoloration des feuilles (Sachs: « Ueber die Entleerung der Blätter im Herbst. » Flora 1863, p. 200). On peut aussi les rapprocher de la désorganisation des feuilles au moment de la maturité des fruits chez plusieurs plantes monocarpes (*Brassica*, *Pisum sativum*, *Nicotiana*).

D'un autre côté, il y a beaucoup de feuilles qui ne jaunissent pas dans l'obscurité; les vieilles feuilles d'un *Cactus speciosus* étaient encore vertes au bout de trois mois, mais toutes les jeunes pousses étaient étio-lées; une *Selaginella* resta verte quatre à cinq mois. Sous l'influence d'une sécheresse trop prolongée, certaines feuilles subissent la même désorganisation que dans l'obscurité (*Phaseolus*, *Trapæolum majus*); ici, comme dans le cas précédent, ce sont toujours les vieilles feuilles qui sont atteintes les premières.

§ 6. Je n'ai pas encore pu m'expliquer le fait qu'à un soleil très-ardent, un grand nombre de feuilles, surtout celles dont la structure est délicate, prennent une teinte un peu plus claire qui, à l'ombre, fait bientôt place à la nuance ordinaire. En abritant partiellement une feuille, on peut ainsi produire à sa surface des taches qui disparaissent bien vite, soit au soleil, soit à l'ombre. L'ombre projetée par une feuille sur une autre produit cet effet: c'est-à-dire, en d'autres termes, que la lumière qui a déjà agi sur une feuille n'a pas d'effet sur une seconde.

C'est en 1859<sup>2</sup> que j'ai pour la première fois décrit ces phénomènes; mais, déjà en 1862 (Flora, p. 220), j'ai reconnu que l'explication que j'en avais donnée était insuffisante. — Le fait lui-même est très-facile à constater, en appliquant de petites bandes de plomb souples à la surface d'une feuille bien exposée au soleil; au bout de 10-30 minutes, la place de la bande de plomb se détachera en vert foncé, mais un très-petit nombre de minutes suffit pour ramener la teinte claire si la plante demeure au soleil, ou pour donner à la feuille entière la teinte foncée si elle est sim-

<sup>1</sup> Recherches micr. sur la chlorophylle, Ann. des Sc. nat. 1857.

<sup>2</sup> Berichte der matem. phys. Kl. der königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss. 1859.

plement soumise à la lumière diffuse ; il n'est point nécessaire d'ailleurs que l'écran touche la feuille ; le premier exemple que j'aie vu était dû à l'ombre projetée sur une feuille de tabac par un thermomètre suspendu à quelque distance. Si l'expérience est faite dans de bonnes conditions, l'image se voit aussi bien par transmission que par réflexion. Elle atteint son maximum au bout d'un temps assez court. Mais si la feuille n'était éclairée que sur l'une de ses faces, ce n'est que sur celle-là qu'on aperçoit l'image par réflexion. Elle est toujours visible par transmission. Cette ombre se dessine également sur les feuilles maintenues sous l'eau, même quand les espaces intercellulaires sont remplis de liquide (*Sambucus nigra*). Des feuilles très-déliques comme celles du tabac ou du maïs sont même influencées lorsque le soleil est légèrement voilé. Du reste, d'une plante à l'autre la sensibilité des feuilles varie beaucoup. Les plantes de plein champ sont, en général, moins sensibles que celles qu'on a élevées sur une fenêtre ; mais si on les cultive pendant quelques jours dans la chambre, elles y deviendront plus sensibles. Des feuilles âgées, très-foncées d'*Æsculus Hippocastanum*, de *Brassica oleracea*, de *Rubus* ne furent nullement influencées ; par contre, j'ai régulièrement constaté le phénomène sur le *Lamium purpureum*, *Urtica dioïca*, *Orobus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Hieracium sylvaticum*, *Bunias orientalis*, *Vicia faba*, *Armoracia officinalis*, *Ipomœa purpurea*, *Galeobdolon luteum*, *Fuchsia*, *Phaseolus*, *Brassica* (feuilles jeunes), *Pelargonium*, *Lophospermum scandens*, etc. Quant à l'influence des divers rayons du spectre, un morceau de verre rouge intercepte tous les rayons décolorants. Il en fut de même d'une solution d'acide chromique ; le verre bleu, au contraire, se conduisit comme un corps simplement transparent, et la feuille fut décolorée. Ces observations très-incomplètes montrent tout au moins que le phénomène en question n'a rien à faire avec la décoloration de la chlorophylle par la lumière. J. Böhm<sup>1</sup>, qui a observé le changement de couleur des feuilles de *Crassulacées*, prétend que les grains de chlorophylle se rassemblent au milieu de la cellule, et que c'est ce changement de place qui fait croire à une décoloration ; si l'observation est exacte, l'explication est suffisante. Mais cela me paraît difficile. D'après ce que je connais des grains de chlorophylle pariétaux, j'ai bien de la peine à admettre qu'ils puissent se mouvoir vers l'intérieur de la cellule. J'aimerais mieux l'hypothèse que ces grains se contractent, ou bien encore que, tout en diminuant dans la direction de la tangente de manière à s'éloigner les uns des autres, ils s'allongent dans le sens du rayon vers l'intérieur de la cellule. Dans ces deux cas, on comprend que l'effet produit soit une diminution de la couleur. Mais ce sont là de simples hypothèses qui n'ont encore aucune preuve pour elles<sup>2</sup>.

§ 7. *Les relations de la matière colorante des fleurs avec la lumière sont différentes et, à certains égards, plus compliquées que celles*

<sup>1</sup> Sitzungsber. der k. k. Akad. der Wiss. Wien, XLVII, 353

<sup>2</sup> Des observations malheureusement encore peu nombreuses, que j'ai faites récemment me font croire que la première de ces hypothèses pourrait bien être fondée (*Cerratodon purpureum*). Voy. Bibl. un. de Gen., Archives, 1867, mai. (Traducteur.)

de la chlorophylle. Mes propres recherches me portent à conclure que le développement de diverses couleurs dans les fleurs, est tout à fait indépendant de l'action locale de la lumière. Le bleu, le jaune, le rouge qui décorent la corolle ou les étamines, paraissent aussi brillants en sortant de la plus profonde obscurité qu'à la lumière, à condition toutefois que la fleur se soit normalement développée. Or, tous ces organes ne croissent et ne subsistent qu'aux dépens de substances qui prennent naissance dans les feuilles sous l'influence de la lumière; pour que la fleur se développe bien, il faut donc, ou que la plante renferme une provision de principes élaborés, ou que les feuilles continuent à recevoir la lumière. Ces dernières ont la propriété de produire des combinaisons organiques qui sont transportées dans le bouton et au moyen desquelles celui-ci se développe et se colore sans l'intervention de la lumière. Les sépales du calice seuls qui participent à la nature des feuilles restent étiolés lorsque les pétales se montrent parés du plus vif éclat. Ainsi, c'est par l'intermédiaire des feuilles que les couleurs des fleurs sont dépendantes de la lumière.

De même que la chlorophylle, les matières colorantes des fleurs sont détruites par la lumière. John-F.-W. Herschel a déjà remarqué que les rayons éclairants agissent avec puissance, tandis que les bleus, violets, etc., n'ont qu'une influence presque nulle. La décoloration peut se produire aussi bien dans les cellules vivantes que dans les solutions colorées. Certaines fleurs pâlisent même dans l'obscurité (corolle et filaments violets de la *Veronica speciosa*).

Je ne connais pas d'autres travaux que les miens sur le développement des couleurs dans l'obscurité et leur rapport avec l'éclairage des feuilles. Je citerai donc mes observations : « Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzentheile, » Bot. Zeit. 1863, Beilage, et « Wirkung des Lichts auf Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter, » Bot. Zeit. 1865. En outre, on trouvera dans le § 15 quelques détails de plus sur les questions soulevées ci-dessus. — La destruction de la couleur dans les fleurs par la lumière est facile à constater. J'ai placé en même temps à la lumière et dans l'obscurité des fleurs rouges et jaunes de Tulipes, bleues de Gloxinia, violettes de Petunia, et j'ai reconnu qu'à la lumière la décoloration était plus prompte et plus nette. — J.-F.-W. Herschel préparait des solutions aqueuses, alcooliques, alcalines de la matière colorante des fleurs, et teintait du papier avec. Les nuances ainsi obtenues étaient souvent fort différentes de celles de la fleur. De ces observations nombreuses et variées on peut tirer les conclusions suivantes : tantôt la lumière détruit entièrement une couleur, tantôt elle en laisse subsister un des éléments; le spectre n'agit que par les rayons les plus éclairants; les rayons chimiques rapprochés du violet

et les rayons caloriques rapprochés du rouge sont également inactifs. Cependant Herschel pense que, dans certains cas, chaque couleur est détruite par sa couleur complémentaire dans le spectre. Par exemple, le jaune un peu orangé est surtout soumis à l'influence des rayons bleus ; le bleu, des rouges, des oranges et des jaunes ; le pourpre et le rose, des jaunes et des verts. On peut appliquer cette règle (comme je le proposais : Bot. Zeit. 1864, p. 363) à l'extrait de la chlorophylle, dans lequel la partie bleue de la couleur est détruite surtout par les rayons jaunes et oranges.

### c. Influence de la lumière sur l'assimilation dans les cellules à chlorophylle.

§ 8. Les plantes à chlorophylle, non parasites, reçoivent tout le carbone et l'hydrogène contenus dans leur matière combustible, de l'acide carbonique et de l'eau, ou, tout au moins, elles peuvent le faire, ainsi que le montre la végétation des plantes dans du sable arrosé d'eau distillée, à laquelle on ajoute les éléments des cendres et les combinaisons azotées. Mais ces éléments combustibles contiennent toujours moins d'oxygène que l'eau et l'acide carbonique d'où ils proviennent. C'est l'assimilation<sup>1</sup> qui est chargée de séparer cet excès d'oxygène. Toutes les combinaisons qui renferment du charbon sont soumises à cette loi. Ce n'est que par cette élimination d'oxygène que nous pouvons constater que la matière combustible prend naissance dans les cellules aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau. — Ce phénomène ne s'accomplit absolument que dans les cellules à chlorophylle isolées ou réunies en tissus et jamais dans les autres parties de l'organisme. C'est donc le protoplasma coloré en vert par la chlorophylle qu'il faut considérer comme l'organe de l'élimination de l'oxygène. Mais cet organe ne fonctionne que sous l'influence d'une lumière suffisante : si l'intensité de l'éclairage descend au-dessous d'un minimum fixé, paraît-il, pour chaque plante, l'élimination de l'oxygène cesse entièrement. Ainsi, d'un côté, la lumière n'a d'influence sur l'assimilation que par l'intermédiaire des cellules à chlorophylle, de l'autre, la chlorophylle n'agit que sous l'influence de la lumière. Une plante verte ne peut pas augmenter sa matière combustible dans l'obscurité ; elle la voit diminuer au contraire par la respiration. Nous avons déjà

<sup>1</sup> J'entends par assimilation le phénomène d'après lequel des substances riches en O. perdent de ce gaz de manière à pouvoir être transformées en matières combustibles. Ce terme ne précise rien sur la nature de la combinaison chimique ainsi obtenue : les nombreuses modifications chimiques qui ont eu lieu dans la plante ne peuvent pas être associées à l'assimilation, mais devraient plutôt former une classe à part sous le titre : Métamorphoses de substances.



vu que les plantes qui reçoivent les éléments de leur matière combustible sous forme de combinaisons où il n'y a plus d'oxygène à éliminer, n'ont besoin pour croître ni de lumière ni de chlorophylle.

Dans les plantes ordinaires, toutes les parties non vertes, racines, corps ligneux, rhizôme, tubercules, fleurs et beaucoup de fruits et de graines dépendent de la lumière par l'intermédiaire des feuilles ou des organes qui en jouent physiologiquement le rôle, ces dernières étant seules capables de produire par désoxydation la matière combustible qui, plus tard, est transportée dans les autres parties de la plante où elle sert à la croissance.

Bonnet a observé le premier que des plantes à chlorophylle, plongées dans l'eau et exposées au soleil, laissent échapper des bulles de gaz; Priestley a montré que ce gaz est de l'oxygène; Senneber a calculé le rapport de cet oxygène avec l'acide carbonique absorbé, et enfin Th. de Saussure a couronné ces recherches en faisant voir que, dans les cellules à chlorophylle, il n'y a pas seulement absorption d'acide carbonique et élimination d'oxygène, mais encore augmentation du poids de la matière organique; augmentation plus considérable que ne l'indiquerait le carbone fixé, puisque ce dernier est toujours combiné à de l'oxygène et de l'hydrogène. C'est encore de Saussure qui, par de nombreuses expériences, a positivement démontré que les parties non vertes sont incapables d'éliminer de l'oxygène; que bien plutôt elles en consomment pour le rendre sous forme d'acide carbonique. (Voir aux chapitres: « Principes nutritifs » et « Respiration. ») Cette élimination d'oxygène par les parties vertes, sous l'influence de la lumière, a été si fréquemment observée, que je trouve inutile de m'étendre sur ce sujet. Marcet, Grischow, Faber et d'autres ont prouvé que les champignons et les plantes parasites sans chlorophylle ne dégagent jamais d'oxygène, même au soleil, et qu'une élévation de température ne sert qu'à leur faire produire l'acide carbonique avec plus d'énergie. La présence seule de la chlorophylle suffit pour opérer cette réduction, puisque le gui élimine de l'oxygène comme les autres plantes vertes (Rochleder, *Chemie und Physiologie der Pfl.* 1858, p. 106). En constatant que des feuilles de couleurs diverses éliminent de l'oxygène, de Saussure et plus tard Corenwieder (*Comptes rendus*, 1863, p. 268) n'ont pas remarqué qu'à côté de la sève colorée, ces feuilles contiennent toujours quelques grains de chlorophylle. Cloëz (*Comptes rendus*, 1863, p. 834) a fait ressortir cette erreur, qui mettait en question l'un des faits physiologiques les plus importants, en montrant que les feuilles de couleurs diverses n'éliminent de l'oxygène que proportionnellement à la quantité de chlorophylle qu'elles contiennent. Il serait bien plus important d'étudier sous ce point de vue le protoplasma coloré des algues marines et des lichens; il n'est point impossible qu'il y ait, là aussi, de la chlorophylle plus ou moins dissimulée. J'ai reconnu, il y a déjà quelque temps, que la matière colorante brune des feuilles de *Laminaria saccharina* passe au vert sous l'influence de la potasse. — L'élimination d'oxygène ne dépend aucunement de la forme des tissus, mais seu-

lement de la présence de la chlorophylle, puisque les algues unicellulaires vertes (Palmellacées, Protococcacées, etc.) sont douées de cette fonction, que n'ont point les champignons de même taille.

La nécessité absolue de l'intervention de la lumière pour l'assimilation dans les plantes à chlorophylle est prouvée directement par leur mode de développement dans l'obscurité. Lorsqu'on fait germer des graines dans ces conditions-là, il se développe des racines, des entre-nœuds et des feuilles en général proportionnellement à la masse de la graine; lorsque toute la provision de principes élaborés rassemblés dans celle-ci est épuisée, le développement cesse<sup>1</sup>. Si jusqu'à ce moment la graine est restée à la lumière et qu'on la transporte alors dans l'obscurité, le résultat est le même, les jeunes feuilles, bien que vertes, n'assimilant rien. Mais si elles sont restées assez longtemps à la lumière pour avoir assimilé un peu, il se développera dans l'obscurité des feuilles et des entre-nœuds jusqu'à ce que cette nouvelle provision soit épuisée. Les Gymnospermes et les fougères, bien que se colorant en vert dans l'obscurité, sont soumises aux mêmes lois. Les jeunes plantes étiolées peuvent, si on les transporte à temps à la lumière, verdier, assimiler et produire ainsi à nouveau de la matière organique plastique.

Non-seulement les plantes à chlorophylle qui végètent dans l'obscurité ne créent pas de la matière combustible, mais encore elles en perdent pendant la croissance par combustion lente (respiration), l'oxygène absorbé produisant de l'acide carbonique et de l'eau aux dépens de leur propre substance. Il y a déjà longtemps que Boussingault a énoncé ce fait, et il l'a confirmé dernièrement par des expériences remarquables (Comptes rendus, 1864, t. 58, p. 883). Dix pois, après avoir végété du 5 mai au 1<sup>er</sup> juillet dans une chambre obscure, avaient perdu 52,9 % de leur matière organique; les plantes atteignaient 1 mètre de haut.

I	Poids de la subst. desséchée à 110° C. grammes.	CONTENANT EN GRAMMES				
		Carbone.	Hydrog.	Oxygène.	Azote.	Cendres.
Pois av. l'expérience.	2,237	1,040	0,137	0,897	0,094	0,069
Plante étiolée . . . . .	1,076	0,473	0,065	0,397	0,072	0,069
Perte . . . . .	1,161	0,567	0,072	0,500	0,022	0,000

II. 46 grains de blé dans une chambre sombre du 5 mai au 25 juin; plantes étiolées, 2-3 décim. de haut.

<sup>1</sup> Sachs, Bot. Zeitg. 1860, p. 114-116; 1862, p. 373; 1863, Beilage, p. 25.

II	Poids de la mat. desséchée à 110° C.	Carbone.	Hydrog.	Oxygène.	Azote.	Cendres.
	gr.					
Graines av. l'expér.	1,665	0,758	0,095	0,718	0,057	0,038
Plantes étiolées . . .	0,713	0,293	0,043	0,282	0,057	0,038
Perte . . . . .	0,952	0,465	0,052	0,436	0,000	0,000

### III. Un grain de maïs du 2 au 22 juin; plante haute de 20 cent.

III	Poids de la mat. desséchée à 110° C.	Carbone.	Hydrogène.	Oxygène.	Azote.	Cendres.
	gr.					
Graine . . . . .	0,5292	0,2354	0,0336	0,2420	0,0086	0,0096
Plante . . . . .	0,2900	0,1448	0,0195	0,1160	0,0087	0,0100
Perte . . . . .	0,2392	0,0906	0,0141	0,1260	+0,0001	+0,0004

IV. L'expérience suivante est particulièrement concluante: le 26 juin, deux fèves furent semées dans de la pierre ponce qui avait été chauffée une fois au rouge, arrosée avec de l'eau distillée. L'une se développe à la lumière, l'autre dans l'obscurité jusqu'au 22 juillet.

	<i>Lumière.</i>	<i>Obscurité.</i>
Poids de la graine. . . .	0,922 gr.	0,926 gr.
Poids de la plante. . . .	1,293 »	0,566 »
Gain. . . =	0,371 gr.	Perte' . . . . . = 0,360 gr.
Carbone. » . . . =	0,1926 »	» . . . . . = 0,1598 »
Hydrogène. » . . . =	0,0200 »	» . . . . . = 0,0232 »
Oxygène. » . . . =	0,1591 »	» . . . . . = 0,1766 »

Sans aucun engrais, la plante à la lumière a donc fixé du carbone et les éléments de l'eau: tandis que celle qui a végété dans l'obscurité a perdu et du carbone et ces mêmes éléments. Des données sur la composition du *Pisum sativum*, *Hordeum vulgare*, *Avena sativa*, cultivés à la lumière et dans l'obscurité se trouvent dans la *Flora*, 1856, n° 25 (A. Vogel); dans ces dernières plantes la proportion de l'eau et des cendres a augmenté, ce qui s'explique, contrairement à l'hypothèse de Vogel, par la destruction d'une partie de la substance combustible.

J'ai étudié la manière dont un éclairage plus ou moins prolongé agit sur la croissance et sur l'augmentation en poids. Dans ce but 10 vases de 13 cent. de haut sur 13 de diamètre furent remplis de terre de jardin: dans chacun je semai, le 19 avril, 4 graines de *Trapæolum majus*. Le 28 les germes sortaient de terre; c'est alors que commença l'expérience. Les vases furent distribués comme suit:

I. Deux vases furent enfermés dans une armoire tout à fait sombre.

II. Deux vases furent placés derrière le panneau qui séparait deux fenêtres tournées vers l'ouest. Ils ne recevaient que de la lumière diffuse.

III. Deux vases étaient apportés chaque jour, à 6 h. avant midi, sur la fenêtre tournée vers l'ouest, et remontés à 1 h. après midi dans une armoire sombre. Ils recevaient ainsi chaque jour pendant 7 h. la lumière de la partie occidentale du ciel (jamais le soleil direct).

IV. Deux vases étaient apportés à 1 h. après midi sur la même fenêtre: ils recevaient la lumière et souvent le soleil direct jusqu'à son coucher. Ils passaient la nuit là et étaient remontés le matin à 6 h., dans l'armoire sombre.

V. Enfin les deux derniers vases restèrent tout le temps sur la fenêtre, où ils recevaient autant de lumière que les n° III et IV pris ensemble.

Le 22 mai les plantes I et II commencèrent à périlcliter: les pétioles étaient mous, le n° I avait les limbes jaunes et très-petits, le n° II les avait plus grands et colorés en vert; mais plus tard la chlorophylle se détruisit et ils furent marqués de taches jaunes. Dans les plantes III, IV, V, toutes les feuilles étaient saines. Les plantes I et II ne pouvant pas supporter l'expérience plus longtemps furent enlevées et séchées; pour comparer j'enlevai aussi les plantes d'un des vases III, IV, V. Les cotylédons desséchés furent mis à part, en en séparant le testa de la graine. Dans 4 graines de la même récolte je déterminai le poids de l'embryon desséché séparé du testa. Voici le résultat des pesages:

4 graines desséchées à 110° sans testa = 0,394 gr.

N°	4 plantes à 110° C.	Longueur de la tige d'une pl.	Long. des 2 premiers pétioles.	Surf. des 2 prem. feuilles.	Couleur des feuilles les plus âgées.	Nombre des feuil. visib. sur 1 plante
	gr.	cent.	cent.	cent. carr.		
I.	0,238	48	9	0,5	jaunes, étiolées.	4
II.	0,264	38	10,5	2	d'ab. vertes, puis jaunes.	6
III.	0,3012	9	14	10	vertes.	6
IV.	0,480	10,5	15	7,5	vertes.	7
V.	1,292	7,6	16,5	9,5	vertes.	8

Il restait encore un vase avec 4 plantes des n° III, IV, V, avec lesquels l'expérience fut continuée de la même façon jusqu'au 29 juillet. Le 22 juin, III et IV ne montraient encore aucun bouton; 2 plantes du n° V avaient épanoui leurs premières fleurs. Jusqu'au 29 juillet, les 4 plantes du n° V produisirent régulièrement des fleurs, même quelques graines mûrirent. Dans les 2 ou 3 dernières semaines, il se développa sur IV des boutons à fleurs longs seulement de 3-6<sup>mm</sup>, qui se flétrirent et périrent; sur III les boutons atteignirent seulement une longueur de 0,6<sup>mm</sup>, restèrent blancs et se flétrirent.

Ainsi un éclairage de 7-8 heures par jour ne fut pas suffisant dans les n° III et IV pour assimiler les éléments nécessaires au développement des fleurs.

Les 4 plantes de chaque vase furent soigneusement séparées de la terre, divisées et desséchées à 110-120° C. jusqu'à ce qu'il n'y eut plus diminution de poids.

4 plantes à 110—120° C.	III Lumière avant midi.	IV Lumière après midi.	V Lumière tout le jour.
	gr.	gr.	gr.
Racines . . . . .	0,413	0,264	1,006
Limbes des feuilles. . . . .	1,907	1,714	3,592
Tiges et pétioles . . . . .	2,900	3,231	12,098
Fleurs et fruits. . . . .	0	0	3,603
Poids total <sup>1</sup> . . . . .	5,220	5,209	20,299

Les rapports numériques des organes sont comme suit :

4 plantes ont fourni.	III Lumière avant midi.	IV Lumière après midi.	V Lumière tout le jour.	
Nombre des feuilles . . . . .	130	107	217	
Nombre des feuilles sèches. . . . .	46	40	48	
Long. moy. des 10 pétioles les plus longs.	23 cm.	27 cm.	24 cm.	
Surf. moy. des 10 plus grandes feuilles.	27,3 cm. <sup>2</sup>	23 cm. <sup>2</sup>	29,7 cm. <sup>2</sup>	
Longueur moyenne des tiges. . . . .	58 cm.	65 cm.	173,8 cm.	
Nombre des boutons. . . . .	faible.	faible.	46	
Nombre des boutons épanouis . . . . .	0	0	18	
Nombre des fleurs fanées . . . . .	0	0	71	
Nombre des fruits {	pas mûrs. . . . .	0	0	3
	mûrs . . . . .	0	0	10

Les plantes III qui ont reçu la lumière de la partie occidentale du ciel, mais jamais directement le soleil, ont cependant formé presque 5 grammes de substance sèche: elles doivent donc bien avoir fixé du carbone et éliminé de l'oxygène<sup>2</sup>; tandis que les plantes du n° II, qui ne recevaient que la lumière réfléchiée par les parois de la chambre, ont subi pendant la germination une perte en poids presque aussi considérable que dans l'obscurité; après la germination elles ont cessé de croître et sont mortes: j'ai obtenu le même résultat sur des *Phaseolus* et *Vicia faba*. — Il est à remarquer que les 8 plantes de III et IV n'ont produit en poids que la moitié autant de substance que les 4 plantes du n° V, bien qu'ensemble elles reçussent autant de lumière. Il faut attribuer cela à ce que chaque plante du III et IV avait 16 à 17 heures de nuit sur 24

<sup>1</sup> Les cotylédons ne sont pas comptés.

<sup>2</sup> J'ai souvent observé que les *Vallisneria* qui recevaient la lumière d'une petite fraction N. du ciel (sans soleil) produisaient des bulles de gaz abondantes.

heures ; pendant ce temps elles devaient perdre beaucoup en poids par la respiration ; je ne puis pourtant pas dire exactement si cette explication suffit pour rendre compte de la différence.

§ 9. *Influence de la lumière artificielle.* — D'après des observations peu nombreuses, il semblerait que la lumière artificielle n'a pas la puissance d'amener les organes à chlorophylle à éliminer de l'oxygène. Biot<sup>1</sup> remarqua que des feuilles d'*Agave americana*, plongées dans l'eau et éclairées par le réverbère de son appareil géodésique à signaux (celui qui fut employé pour la mesure d'un degré en Espagne), ne laissaient pas échapper de gaz ; dès qu'on les soumettait à la lumière du jour, l'élimination d'oxygène commençait ; la lumière de deux lampes d'Argand réfléchie par des miroirs concaves était cependant suffisante pour éblouir les yeux. P. de Candolle<sup>2</sup> exposa des feuilles d'*Eucomis punctata* et de *Lycium barbarum* à la lumière de six lampes d'Argand qu'il considérait comme équivalente aux  $\frac{1}{6}$  de celle du soleil (?). Il n'y eut pas production de bulles gazeuses, pas plus que pour le *Phillyrea media*, *Sempervivum arbo-reum*, *Aristolochia Siph.* L'éclairage était cependant suffisant pour verdir des plantes étiolées. L'hypothèse que ces lumières artificielles contenaient trop peu de rayons chimiques n'est pas exacte, ainsi que le prouvera le § suivant. Mais on ne peut pas encore considérer la question comme vidée. Il faudrait faire germer des graines dans l'obscurité, puis les exposer pendant longtemps à une lumière aussi brillante que possible. Si le poids de la matière combustible n'augmentait pas dans ces conditions-là, quelque brillant que fût l'éclairage, on en devrait conclure que la lumière du soleil possède des qualités particulières qui la rendent capable d'agir sur la chlorophylle.

§ 10. *Influence de la lumière colorée sur l'élimination de l'oxygène.* — Les différentes régions du spectre possèdent à des degrés très-divers la puissance d'amener la chlorophylle à éliminer de l'oxygène ; on ne peut pas encore dire positivement quel rayon agit avec le plus d'intensité. Mais il est sûr, tout au moins, que les rayons jaunes et leurs voisins ont une influence presque égale à celle de la lumière blanche, tandis que les rayons plus réfringents bleus, violets, etc., sont à peu près sans effet. Il s'ensuit donc que les rayons dits chimiques, qui agissent très-fortement sur les sels d'argent, n'ont presque rien à faire avec l'élimination de l'oxygène dans les

<sup>1</sup> Frierp's Notizen, 1860, XIII, n° 10.

<sup>2</sup> Mém. présentés à l'Acad. des Sc. par divers savants, 1806, I, 333.

plantes, mais cèdent en cela la place aux rayons très-éclairants. Il ne faut pas cependant se hâter de conclure que les rayons chimiques jouent un rôle absolument nul; pour arriver à l'assimilation complète, il y a bien d'autres pas à faire que l'élimination de l'oxygène. Il est fort possible que les rayons très-réfringents agissent sur les transformations chimiques qui, sans aucun doute, succèdent dans les cellules à l'élimination de l'oxygène. Il faudrait d'abord chercher à prouver que les rayons violets n'ont absolument aucune influence sur l'élimination de l'oxygène; cela posé, il faudrait voir si la formation de substances organiques a lieu aussi bien avec une lumière privée des rayons chimiques qu'avec une lumière qui les possède. On arriverait peut-être à reconnaître par cette voie que la partie la moins éclairante du spectre est aussi nécessaire que l'autre aux grains de chlorophylle. Les expériences tentées jusqu'à présent n'ont pas donné de résultats bien positifs et la question demande à être reprise.

Les nombreuses recherches de Daubeny<sup>1</sup> sur l'influence de la lumière colorée sont malheureusement faites d'après une méthode fautive qui rend très-difficile l'appréciation exacte de ses résultats. Il plaçait des feuilles de plantes pour la plupart terrestres dans des vases en terre, remplis d'eau saturée d'acide carbonique; la lumière arrivait à travers du verre coloré, ou à travers des bouteilles remplies de liquides colorés. Il déterminait toujours l'influence calorifique et chimique de cette lumière. Le gaz obtenu était analysé avec du phosphore d'après la méthode eudiométrique. Ses tabelles montrent que le gaz n'est jamais de l'oxygène pur, mais est toujours mêlé d'azote; le volume de gaz obtenu dans la lumière colorée est toujours plus faible que celui de la lumière blanche. Des différents rayons colorés, c'est l'orange qui a le plus d'influence. Avec la lumière rouge pure obtenue avec du vin de Porto<sup>2</sup>, il n'y avait aucune production de gaz. Les rayons qui avaient traversé une solution d'oxyde de cuivre amoniacal donnèrent toujours des résultats moins satisfaisants que les orangés. La proportion d'oxygène dans le gaz produit était toujours plus faible dans la lumière colorée que dans la lumière blanche; sous ce rapport-là les tabelles de Daubeny ne donnent pas d'éléments de comparaison entre la lumière orangée et la bleue. — Le travail de Hunt sur ce sujet se trouve dans la *Bot. Zeitg.* 1864, p. 355. D'après Draper, qui exposa des feuilles trempées dans de l'eau saturée d'acide carbonique, successivement à différentes parties du spectre, les rayons jaunes offrent le maximum d'influence; vers le rouge d'un côté et le violet de l'autre l'effet est nul<sup>3</sup>. Cloëz et Gratiolet (*Bot.*

<sup>1</sup> On the action of light, etc. *Philos. Trans.* 1836, I, 149.

<sup>2</sup> C'est la seule couleur parfaitement pure. Toutes les autres offraient un mélange de différents rayons du spectre.

<sup>3</sup> Résultats cités par Guillemin, *Ann. des Sc. nat.* 1857, VII, 160.

Zeitg. 1851, p. 52) ont trouvé que différentes plantes aquatiques décomposent moins d'acide carbonique dans la lumière colorée que dans la lumière blanche; les rayons se rangent dans l'ordre suivant: jaune, rouge, vert et bleu.

J'ai étudié l'élimination de bulles gazeuses sous l'influence de rayons orangés et bleus au moyen de l'appareil représenté dans la fig. 6. Dans l'eau du cylindre *Ci* de verre incolore est une branche *p* de plante aquatique dans une position aussi fixe que possible. A travers le bouchon *k* fermant très-exactement passent: un thermomètre *t* qui plonge dans l'eau et 2 tubes de verre entièrement recouverts à l'extérieur par des tuyaux de caoutchouc. L'un sert à amener l'acide carbonique qui, produit dans la bouteille *A*, est ensuite lavé dans la bouteille *B*. L'autre sert à emmener le gaz. Pour voir en même temps l'influence de la lumière sur le papier photographique, il n'y a qu'à placer aussi dans le cylindre *Ci* l'appareil représenté dans la fig. 4. Le cylindre *Ci* est renfermé dans le cylindre *Ca* également en verre incolore, et maintenu par 3 petits crochets fixés au bouchon *k*. L'intervalle de 12-15<sup>mm</sup> entre les 2 cylindres est rempli d'une solution de bichromate de potasse ou de sulfate de cuivre amoniacal dont le niveau dépasse le bord supérieur de *Ci*. L'appareil ainsi établi est placé au soleil sur une fenêtre. La lumière qui passe à travers la première solution contient du rouge, de l'orange, du jaune et un peu de vert; son action sur le papier photographique est presque nulle<sup>2</sup>; dans le second cas la lumière varie suivant le degré de concentration du liquide. Elle contient, outre le violet et le bleu, du vert, de l'orange, du jaune, du rouge dans la solution la plus claire; mais en concentrant davantage on finit par n'avoir plus que du violet, du bleu et une trace de vert; cette dernière lumière agit très-énergiquement sur le papier photographique. — Pour mesurer l'élimination de l'oxygène, je comptais les bulles qui s'échappaient dans un temps donné de la surface de section de la tige (valeur de ce mode d'observation discutée, l. c., p. 363). Je comptais d'abord le nombre des bulles lorsque le cylindre *Ci* est libre ou dans l'eau claire; ensuite je le plongeais dans le liquide coloré, et je comptais; puis je le remettais dans l'eau claire, etc. de manière à avoir de nombreux termes de comparaison. Je citerai comme exemples les résultats suivants:

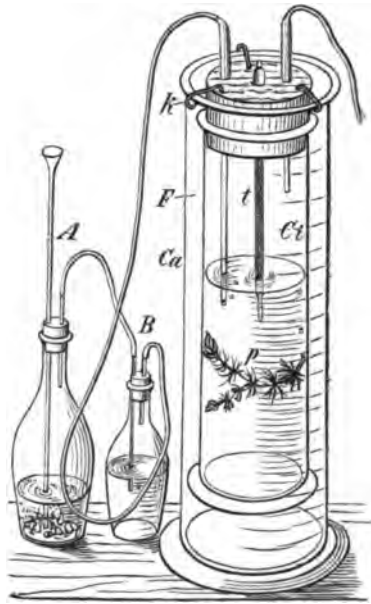


Fig. 6.

<sup>1</sup> Sachs, Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen, in Bot. Zeitg. 1864.

<sup>2</sup> L. c. p. 357.



*Ceratophyllum demersum.*

26 septembre 1864 de 10  $\frac{1}{2}$  à 11 heures avant midi. Je comptais deux fois le nombre de bulles en une minute, puis je changeais l'éclairage.

Éclairage.	Nombre des bulles par minute.	Température de l'eau.
Orange. . . . .	23	
	23. . . . .	27,2° C.
Blanc . . . . .	23	
	24. . . . .	27,4°
Orange. . . . .	20	
	20. . . . .	27°
Blanc . . . . .	22	
	23. . . . .	27,4°
Orange. . . . .	21	
	20. . . . .	27,6°
Blanc . . . . .	23	
	23. . . . .	27,8°
Orange. . . . .	20	
	21. . . . .	27,6°
<hr/>		
Moyenne du nombre des bulles : Lumière blanche . . .	= 23	
» » » » orange. . . . .	= 21	

Dans l'expérience suivante j'alternai la lumière blanche avec la bleue obtenue par la solution la plus concentrée. Je calculai toujours le temps nécessaire à la production des bulles :

*Ceratophyllum demersum.*

26 septembre 1864 de 11 à 12 heures avant midi.

Lumière blanche :	19 bulles en 1 minute . . . . .	23° C.
» bleue :	aucune » 5 minutes.	
» blanche :	17 » 1 minute . . . . .	30,8° C.

Après que le cylindre eut été remplacé de la lumière bleue à la lumière blanche, il s'écoula 1 minute avant l'apparition de la première bulle.

27 septembre, 11 heures avant midi.

<i>Lumière bleue</i> :	0 bulle en 5 minutes.	
10 min. plus tard	1 » 34 secondes.	
11 » »	1 » 36 »	
12 » »	1 » 34 » . . . . .	23,6° C.
<i>Lumière blanche</i> :	la 1 <sup>re</sup> bulle paraît après 1 minute.	
2 min. plus tard	10 bulles en 45 secondes.	
3 » »	10 » 35 »	
3 » »	10 » 33 » . . . . .	24° C.

<i>Lumière bleue</i> :	1 » 32 »
1 min. plus tard	1 » 34 »

Ainsi le dégagement des bulles marchait dans la lumière bleue à peu près 10 fois plus lentement que dans la blanche. Ce rapport n'est pourtant pas bien fixe. Toutes mes observations faites, soit au printemps, soit en été, soit en automne, s'accordent à prouver que plus la solution bleue

est foncée, c'est-à-dire plus elle est privée de rayons rouges, oranges et jaunes, plus elle agit défavorablement sur le dégagement des bulles. Au contraire, la solution la plus concentrée de bichromate de potasse entièrement privée de rayons bleus et violets agit presque aussi énergiquement que la lumière blanche. Il est probable que le gaz obtenu dans ces deux cas est différent, comme on pouvait déjà le supposer d'après les travaux de Daubeny. — Les expériences faites sur du papier photographique dans le cylindre *Ci* ont toutes montré que là où le dégagement de gaz était le plus énergique le papier photographique était à peine nuancé. Lorsqu'au contraire, dans la lumière bleue, il n'y avait presque pas de gaz dégagé, on retirait le papier photographique coloré en brun foncé. Tout cela montre combien nos connaissances sont encore imparfaites sur ce sujet si important, et combien il serait à désirer que des recherches approfondies fussent faites dans cette direction.

Quant à l'augmentation de la substance organique dans une lumière à laquelle manquent certains rayons, j'ai montré dans mon travail déjà cité (p. 372) que les hypothèses de Hunt sur ce sujet sont mal fondées. Mes expériences m'ont, du moins, montré que des plantes croissant derrière une solution bleue cessent de se développer lorsque la germination est terminée; dans la lumière jaune, au contraire, il y a formation de nouvelles feuilles, ce qui implique la création d'une certaine quantité de matière organique. Mais on n'aura de résultat positif qu'avec des pesages exacts; encore faudra-t-il s'assurer que la lumière employée est bien privée de certains rayons, c'est ce qu'on ne peut guère obtenir qu'avec des verres colorés (voyez Valentin, *Der Gebrauch des Spectroskops*, p. 48 et suiv.).

§ 11. *Influence de la lumière sur la formation de l'amidon dans les grains de chlorophylle.* — H. von Mohl<sup>1</sup> a découvert le fait important de la présence de grains d'amidon dans la chlorophylle de la plupart des plantes et, dans quelques cas, il put constater qu'ils étaient de formation secondaire. Nægeli et Crämer<sup>2</sup> fournirent de nouveaux exemples de l'apparition et du développement de l'amidon dans des grains de chlorophylle qui, d'abord, n'en contenaient pas. Ces observations suffisent pour réfuter la théorie de Mulder, d'après laquelle les grains de chlorophylle ne seraient autre chose que le produit de la transformation d'un grain d'amidon qui acquiert par là la faculté d'éliminer de l'oxygène. J'ai trouvé en

<sup>1</sup> H. v. Mohl, *Vermischte Schriften*, 1854, p. 361. *Bot. Zeitg.* 1855, p. 113.

<sup>2</sup> *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*, II, 398. Voyez en outre: J. Böhm, *Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls*, dans les *Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss.* Wien, 1857; J. Sachs, « Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern. » *Jahrb. für Wissensch. Botanik*, III; « Uebersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll, » *Flora*, 1862, n° 10; « *Microchemische Untersuchungen*, » *Flora*, 1862, n° 21; Adolphe Weiss, « *Untersuch. über die Entwick.-Gesch. des Farbstoffs in den Pfl.-Zellen*, » dans les *Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss.* Wien, 1864, XLIX.

1862, que la présence de l'amidon dans la chlorophylle est due à l'influence de la lumière, c'est-à-dire que ce n'est que lorsque les plantes ont été soumises pendant un certain temps à une température convenable et à un éclairage suffisant que ce phénomène commence à se manifester. Si l'éclairage n'est pas suffisant, les grains de chlorophylle verdissent bien, mais ne produisent pas d'amidon. En 1864, je me suis convaincu que l'amidon ainsi produit disparaît lorsqu'on remet les plantes dans l'obscurité, pour être plus tard reformé à nouveau si la chlorophylle se trouve dans des conditions convenables. Dans des plantes où la chlorophylle est particulièrement sensible, on peut, en variant l'éclairage, produire et faire disparaître l'amidon à volonté. Ainsi se trouvait constaté un rapport direct entre la lumière et la formation d'une substance dans la plante, d'une substance qui, par son universalité dans le règne végétal, son abondance et ses rapports avec le développement des organes, doit être regardée comme un des produits principaux de l'assimilation. L'importance physiologique de ce phénomène n'est point diminuée par le fait que certaines plantes (*Allium Cepa*, *Tulipa*?) ne renferment pas d'amidon : elles peuvent, en effet, contenir à la place une substance analogue, comme le sucre ; c'est le cas de l'*Allium Cepa*. Je reviendrai plus tard sur la signification de ces phénomènes lorsque je m'occuperai spécialement des métamorphoses des principes élaborés.

Dans mon mémoire « Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylum's in den Chlorophyllkörnern » (Bot. Zeit. 1862, n° 44), j'ai montré que les grains de chlorophylle jaunes (étiolés) décrits dans le § 3 verdissent sous l'influence de la lumière, sans d'abord renfermer aucune trace d'amidon. Si l'éclairage n'est pas suffisant, ils restent dans cet état pour ainsi dire stérile. Si les conditions sont favorables, on voit paraître dans la matière des grains d'abord de tout petits fragments d'amidon, qui bientôt grossissent et finissent par ne plus être recouverts que d'une mince couche de chlorophylle, qui souvent même disparaît tout à fait. Si on fait germer dans l'obscurité des graines de différentes plantes (*Zea*, *Helianthus annuus*, *Beta vulgaris*, *Cucurbita Pepo*, *Phaseolus*, ou bien des tubercules de *Dahlia*, *Beta*, *Helianthus tuberosus*) jusqu'au moment où le développement cesse, c'est-à-dire jusqu'à ce que tout l'amidon emmagasiné dans les tissus de la graine soit employé, on y trouvera le protoplasma divisé en grains jaunes, dans lesquels l'examen le plus attentif ne reconnaît pas la moindre trace d'amidon. Arrivées à cette période, les plantes commencent à décliner dans l'obscurité ; si on les porte à la lumière, les grains de chlorophylle verdissent et grossissent. La plante ne renferme alors nulle part de l'amidon ; mais après que celui-ci a commencé à se développer dans les grains de chlorophylle, on peut le suivre à travers les tissus

conducteurs des pétioles et de la tige, peu à peu jusqu'aux bourgeons dans lesquels sous son influence s'épanouissent de nouvelles feuilles. D'après ces considérations, il faut regarder la chlorophylle comme l'organe de production de l'amidon, fonction qui se trouve ainsi intimement liée avec l'élimination de l'oxygène. Comme ce n'est que plus tard que l'amidon paraît dans le parenchyme incolore des pétioles, des tiges et des bourgeons, on conçoit tout naturellement qu'il arrive là depuis les grains de chlorophylle. C'est ce que j'ai cherché précédemment à établir d'une autre manière sans connaissance précise des faits<sup>1</sup>. J'ai été amené à penser que l'amidon contenu dans la chlorophylle se dissout en partie pendant la nuit et est emmené à travers la pétiole; j'ai été, dis-je, conduit à cette idée par l'observation de la rapidité avec laquelle l'amidon disparaît dans l'obscurité, si la température est convenable. Dans mon travail « Ueber die Auflösung und Neubildung des Amylum's in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung » (Bot. Zeitg. 1864, p. 292), j'ai montré qu'en quarante-huit heures, dans l'obscurité, l'amidon disparaissait entièrement de la chlorophylle du *Trapæolum majus*, *Nicotiana Tabacum*, *Geranium peltatum*, par une température de + 20-28° C. Après être restées cinq jours dans l'obscurité, les plantes furent remises au soleil (temp. + 19-25° C.), et en cinq autres jours l'amidon avait reparu. Il est vraisemblable que ces changements se poursuivent périodiquement le jour et la nuit; le résultat total est une augmentation graduelle de l'amidon dans la chlorophylle, parce qu'en été la nuit ne dissout pas tout ce que le jour a formé. Il faut bien faire attention, lorsqu'on veut obtenir une seconde production d'amidon, de ne pas laisser la chlorophylle trop longtemps dans l'obscurité. Les altérations qu'elle subit alors sont décrites dans mon travail, p. 289, et par A. Gris, Annales des Sciences naturelles, 1857.

§ 12. *L'influence de la lumière sur la formation d'autres matières organiques végétales est encore peu connue.* Nièpce de St-Victor et Lucien Corvisard<sup>2</sup> ont remarqué que l'amidon dissous se transforme rapidement en dextrine et en sucre sous l'influence de la lumière solaire; de plus, que l'acide oxalique mis en présence d'un agent oxydant est détruit par la lumière à une température assez élevée. D'après Jodin<sup>3</sup>, la lumière amènerait l'oxydation de différentes substances végétales; j'ai déjà mentionné au § 4 ses idées sur la chlorophylle et la xanthophylle; les huiles éthérées et le tannin se conduisent de même. De Saussure avait déjà remarqué que la lumière favorise l'absorption de l'oxygène par l'huile de lavande. Jodin a trouvé qu'une solution alcoolique de cette substance (10 cent. cubes d'alcool pour 0,44 gr. d'huile) absorbait en 40 jours sous l'influence de la lumière solaire plus de 7 cent. cubes d'oxygène et ne rendait

<sup>1</sup> Sachs, Jahrb. f. Wiss. Bot. III, 183.

<sup>2</sup> Ann. der Chem. und Pharm. 1860, p. 112.

<sup>3</sup> Comptes rendus, 1864, t. 59, p. 857.

que 0,1 à 0,2 cc. d'acide carbonique. Dans l'obscurité, il n'y avait que 13 cc. d'oxygène absorbé. L'essence de térébenthine donne des résultats analogues. — Du papier imprégné de cire de galac verdit sous l'influence des rayons bleus, et jaunit sous celle des rayons jaunes ; le vert obtenu dans le premier cas passe également au jaune sous l'influence de la lumière jaune ; à la lumière blanche, le papier est coloré d'un vert clair uniforme. Ces changements paraissent n'être accompagnés que d'une absorption insignifiante d'oxygène. Une solution alcoolique de tanin absorbe à la lumière beaucoup d'oxygène en rendant très-peu d'acide carbonique ; rien de semblable dans l'obscurité. La solution aqueuse paraît jouir des mêmes propriétés quand il ne s'y développe pas de champignons.

Une insolation prolongée tend à augmenter les principes aromatiques et le pigment coloré des fleurs. Schübeler <sup>1</sup> a montré que les plantes méridionales introduites en Norvège produisent des graines et des fleurs plus grosses et plus colorées ; les légumes gagnent en arôme mais perdent en douceur. Souvent la durée de la végétation de ces plantes s'abrège notablement, ce qu'il faut attribuer à la longueur des jours, c'est-à-dire à l'éclairage plus fort, puisque la température est plus basse.

#### d. Influence de la lumière sur la forme extérieure des plantes.

§ 13. C'est, je crois, une règle générale qu'à mesure que l'organisation se perfectionne, c'est-à-dire que la division physiologique du travail devient plus complète, les parties à chlorophylle destinées à l'assimilation prennent une position toujours plus favorable pour recevoir les rayons du soleil, tandis que les parties plus spécialement destinées à la production de nouveaux organes ou de nouveaux tissus (bourgeons, cambium, etc.) tendent à s'entourer d'enveloppes opaques propres à les protéger contre l'influence directe de la lumière. Si la transparence et la simplicité des tissus rend ces précautions inutiles, alors il semble y avoir une division du travail par rapport au temps ; les matières propres à la croissance étant produites plutôt pendant le jour et les nouveaux organes pendant la nuit. Il est positif que la présence de la lumière n'est point indispensable pour tous les phénomènes liés à la production des cellules ; la plupart même se passent dans l'obscurité. De plus, des

<sup>1</sup> Die Cultur-Pflanzen Norwegens. Christiania, 1862, p. 26-33.

expériences directes ont montré que la diminution ou l'absence de la lumière influe souvent très-favorablement sur le développement des organes.

Les différents faits sur lesquels se fondent les remarques précédentes se trouvent réunis dans mon mémoire : « Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane » (Bot. Zeitg. 1863, Beilage). Pour la production de nouvelles cellules dépendant de mouvements moléculaires dans le protoplasma, il faut remarquer que : 1° Le foyer principal de formation de cellules est presque toujours soustrait à l'influence directe de la lumière ; par exemple : dans les nombreux organes souterrains de signification physiologique et morphologique différente ; dans le cambium des tiges revêtues d'écorce ; dans le méristème des bourgeons enveloppé par toutes les feuilles précédemment formées ; dans le sac embryonnaire des phanérogames et dans les sporanges de beaucoup de cryptogames. 2° Dans les plantes très-simples qui ne sont pas pourvues d'enveloppes opaques, les mouvements du protoplasma qui précèdent la division des cellules ont souvent lieu la nuit, comme Al. Braun<sup>1</sup> l'a observé pour l'Hydrodictyon, Spirogyra, Ullothrix ; Thuret<sup>2</sup> tire les mêmes conclusions des phénomènes de mouvements des zoospores dans beaucoup d'algues marines. D'après Cohn<sup>3</sup>, la formation des spores du *Pilobolus cristallinus* commence le soir pour s'achever pendant la nuit. On peut citer aussi les observations de de Bary<sup>4</sup>, d'après lesquelles les spores de *Peronospora macrocarpa* germent mieux et plus vite dans l'obscurité qu'à la lumière ; les zoospores du *Peronospora infestans* se développent mieux dans un endroit sombre. 3° J'ai observé que, dans certaines plantes, des racines adventives se développent dans l'obscurité sur les parties aériennes, ce qui n'arrive pas à la lumière (*Cactus speciosus*, *Trapæolum majus*, *Veronica speciosa*, *Helianthus tuberosus*)<sup>5</sup>. En outre, les racines adventives du lierre et des plantes grimpanes analogues se développent toujours du côté le plus éclairé des rameaux. Les racines aériennes de la *Selaginella*, les poils radiculaires du prothallium des fougères, des bourgeons d'Hépaticées sont également du côté inférieur. Enfin, les Aroïdées et les Orchidées épiphytes, remarquables par leurs longues racines aériennes, ne se rencontrent que dans les parties les plus ombragées des forêts. 4° Pour les nombreuses cellules qui se multiplient à des places exposées au soleil, il faut admettre ou bien qu'elles ne sont pas organisées comme leurs voisines à l'égard de la lumière, ou bien qu'elles ne se divisent jamais que la nuit. L'idée que, dans ces cas-là, la présence de la lumière est nécessaire n'est pas admissible, puisque l'obscurité n'empêche point le phénomène ; par exemple : formation des cellules des stomates dans les feuilles de *Reseda luteola*, *Beta vulgaris*, *Dahlia variabilis*, *Phaseolus multiflorus*, etc.

<sup>1</sup> Verjüngung, p. 235 et suiv.

<sup>2</sup> Ann. des Sc. nat. 1850, XIV, 246 et suiv.

<sup>3</sup> Verh. d. Leopoldina, XV, I, 513.

<sup>4</sup> Ann. des Sc. nat. XX, 36, 37.

<sup>5</sup> Bot. Zeitg. 1865, p. 119.

Il ne faut pas oublier non plus que parmi les plantes sans chlorophylle, les unes, comme les champignons souterrains, parcourent toutes les phases de leur existence dans l'obscurité, tandis que d'autres, des *Boletus*, *Agaricus*, *Hydnum*, les *Orobanches*, *Monotropa* n'arrivent à la lumière que lorsque la division des cellules est presque achevée.

De nombreuses observations, qui demandent encore à être confirmées par l'expérience, semblent prouver que, dans certains cas, la lumière, lorsqu'elle est plus intense d'un côté que de l'autre, influe sur la position des nouvelles cellules. Ce résultat est peut-être dû à un héliotropisme se manifestant de très-bonne heure, plutôt qu'à une influence exercée sur la formation même des cellules (Bot. Zeit. 1863, Beilage, p. 7). De Bary<sup>1</sup> semble croire que c'est la lumière qui détermine la position des *Uredo* du genre *Uromyces* à la face supérieure ou inférieure des feuilles.

§ 14. *L'influence de la lumière sur la croissance des cellules*, une fois qu'elles sont formées, n'est bien visible que dans les organes à chlorophylle. Les autres semblent pouvoir atteindre leurs dimensions normales sans l'intervention de cet agent. Parmi les organes à chlorophylle, les uns s'accroissent anormalement au moins dans une direction sous l'influence d'un éclairage insuffisant (entrenœuds, pétioles), tandis que les autres, dans les mêmes conditions, restent trop petits (limbes des feuilles). Peut-être est-ce par l'intermédiaire de la chlorophylle elle-même que la lumière agit sur la croissance de ces organes, mais c'est une question qui n'est point encore résolue.

La littérature sur ce sujet est très-pauvre, ainsi que cela ressort de l'exposé que j'en ai fait (Bot. Zeitg. 1863, Beilage, p. 9 et 10). Le seul travail digne d'être mentionné est celui de Bonnet<sup>2</sup>, qui, le premier, a démontré expérimentalement que de l'intensité de l'éclairage dépendent les changements de forme et de coloration des feuilles (étiolement). Les considérations qui vont suivre, et qui demanderaient à être étudiées beaucoup plus à fond, sont donc exclusivement tirées de mon travail mentionné ci-dessus<sup>3</sup>.

Parmi les entrenœuds, ce sont ceux qui sont destinés à amener le bourgeon terminal au-dessus du niveau du sol qui s'allongent surtout dans l'obscurité, tandis qu'à mesure que l'éclairage augmente leur longueur diminue; ce sont tantôt les parties du germe qui sont au-dessous des cotylédons, tantôt celles qui sont au-dessus qui offrent cette particularité, suivant que ces derniers sont épigés ou hypogés (*Phaseolus vulgaris* et *multiflorus*, *Vicia faba*, *Lupinus*); les rejetons des tubercules (pommes de terre) et les hampes florales sortant des bulbes (*Tulipa*, *Hyacinthus*) se

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. XX, 94.

<sup>2</sup> Usage des feuilles, 1757, p. 209.

<sup>3</sup> L'idée généralement répandue que dans l'obscurité tous les entrenœuds s'allongent considérablement, tandis que tous les limbes de feuilles diminuent, est inexacte, ainsi que le prouvera ce qui va suivre.

conduisent de la même façon ; dans le *Crocus*, c'est la partie inférieure du tube périgonal lui-même qui s'allonge dans l'obscurité. A cet allongement général de l'organe est lié un allongement très-positif des cellules préexistantes ; mais on ne sait pas si en même temps celles-ci se multiplient. — D'un autre côté, des entre-nœuds qui ont en général une longueur considérable à la lumière semblent n'être pas du tout ou à peine modifiés dans l'obscurité ; je l'ai observé dans les tiges grimpantes de *Humulus lupulus*, du *Dioscorea Batatas*, du *Phaseolus multiflorus*. — Des parties de tiges portant des feuilles très-rapprochées, comme les entre-nœuds inférieurs de la betterave de seconde année, ou certains verticilles floraux ne s'allongent pas dans l'obscurité ; dans ce cas, le phénomène serait particulièrement visible, grâce au déplacement des feuilles. — Les pétioles paraissent tantôt s'allonger, tantôt se raccourcir dans l'obscurité et mériteraient d'être étudiés plus à fond sous ce rapport. Dans les entre-nœuds qui s'allongent beaucoup, le parenchyme de l'écorce, les faisceaux fibrovasculaires et l'épiderme semblent se comporter très-diversement ; c'est par là que j'ai expliqué la tension souvent considérable des entre-nœuds étiolés, remarquable surtout dans la partie hypocotylée des germes de courge qui, à mesure qu'ils s'allongent, s'enroulent en tire-bouchon (v. l. c.). Parmi les feuilles, celles qui sont naturellement longues et étroites s'allongent et se rétrécissent notablement dans l'obscurité : Graminées, Iridées, Liliacées, *Tragopogon porrifolius*, *Allium Cepa* ; le limbe de celles qui sont munies d'un pétiole subit en général un arrêt de développement dans toutes les directions ; par exemple : les feuilles à nervures ramifiées des dicotylédones, des fougères, etc. Dans certains cas, la surface s'accroît d'abord avec l'augmentation de l'éclairage ; mais, à un certain point, elle atteint son maximum, et si la lumière devient toujours plus intense, elle commence à diminuer. En été, j'ai souvent vu les feuilles de *Phaseolus* beaucoup plus grandes dans les places ombragées que dans celles qui recevaient le soleil. Les expansions foliacées de l'écorce du *Cactus speciosus* se conduisent comme les feuilles ; dans l'obscurité, elles sont jaunes, mais gardent leur forme arrondie prismatique.

La mesure exacte de l'influence de la lumière sur le développement en longueur et en largeur varie d'une plante à l'autre ; dans certains individus, le rapport des dimensions dans l'obscurité et à la lumière est de 10-20 pour 1, dans d'autres de 3 à 4 seulement, dans d'autres enfin la différence est presque nulle. Avec l'aide d'une méthode photométrique satisfaisante, il y aurait des découvertes intéressantes à faire, en comparant les changements spécifiques de croissance pour des augmentations et diminutions de lumière connues. Je citerai les chiffres suivants, comme exemple de la puissance de l'influence lumineuse. La partie hypocotylée de la tige de *Polygonum fagopyrum* atteint à la lumière une longueur de 2-3 cent. ; au fond d'une chambre, 15 cent. ; dans une armoire sombre, 35-40 cent. ; dans le *Cucurbita Pepo*, le même organe est à la lumière long de 3-4 cent., dans l'obscurité, 40-50 cent. La surface des feuilles de *Trapæolum majus* est dans l'obscurité de 1-1 1/2 cent. carrés ; à la lumière, 30 cent. carrés et plus. (Pour d'autres exemples, voyez l. c.)

### § 15. *Le rôle de la lumière dans la croissance des fleurs et des fruits*



est, d'après mes recherches<sup>1</sup>, très-différent de celui qu'elle joue auprès des feuilles et des entre-nœuds. Tandis que ces derniers, pour prendre leur forme normale et leur couleur verte, doivent être soumis à une lumière d'une certaine intensité, le développement des fleurs en forme, en taille et en couleur (à l'exception des parties vertes, calice et carpelle) est dans presque toutes les plantes que j'ai examinées indépendant de l'influence de la lumière; des boutons soit nés dans l'obscurité, soit éloignés de la lumière lorsqu'ils sont encore très-jeunes, peuvent se développer parfaitement dans les endroits les plus sombres, à condition que les principes élaborés continuent à leur arriver; le calice et les carpelles qui, généralement, verdissent à la lumière, restent dans ces conditions, jaunes ou blanchâtres, mais se différencient des feuilles en ce qu'ils atteignent leur taille et leur forme habituelle; la corolle et les étamines ont non-seulement leur aspect ordinaire, mais encore exécutent les mouvements qui les caractérisent. La corolle se ferme et s'ouvre; les anthères laissent échapper les grains de pollen qui sont tout à fait normaux et les stigmates sont prêts à les recevoir; les ovules, ainsi que plusieurs expériences le montrent, peuvent être fécondés, mûrir et même devenir des graines capables de germer. J'ai dit que les boutons, dans des conditions pareilles, peuvent parcourir toutes ces phases; mais j'ai vu dans plusieurs expériences des fleurs se développer d'une manière tout à fait anormale et avorter. La présence de la lumière n'est donc pas indispensable, mais l'expérience peut produire des conditions particulières qui finissent par acquérir une influence fatale.

La condition que les fleurs qui se développent dans l'obscurité reçoivent toujours les principes élaborés nécessaires à la formation de leurs cellules, peut être remplie de deux manières: 1° La plante n'a pas encore de feuilles, mais est pourvue d'une provision de substances (tige, tubercule, bulbe) suffisante pour le développement du bouton. Dans ce cas-là la floraison peut être parfaite quand même la plante tout entière est dans l'obscurité. C'est ainsi que se développent sous terre les boutons de *Hyacinthus orientalis*, *Tulipa Gesneriana*, *Crocus vernus*, *Iris pumila*, qui finissent par produire, même dans l'obscurité, des fleurs parfaites pour la forme, la taille

<sup>1</sup> Ce sont je crois les seules qui existent sur ce sujet: « Ueber den Einfluss des Tageslichts auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane, » Bot. Zeitg. 1863, Beilage, et « Ueber die Wirkung des Lichtes auf Blütenbildung unter Vermittelung der Laubblätter, » Bot. Zeitg. 1865.

et la couleur, tandis que les feuilles et entre-nœuds qui se sont développés en même temps offrent tous les symptômes de l'étiollement. Ce cas est très-frappant, parce que ces boutons cachés à l'origine sous terre et dans des enveloppes épaisses parcourent toutes les phases de leur développement dans une obscurité complète. — Quand je dis que tous les éléments nécessaires au développement de la fleur se trouvent dans les organes persistants, je ne prétends pas que toutes les substances qui plus tard se rencontreront dans la fleur, se trouvent actuellement représentées dans la provision de nourriture; on y trouve seulement des matériaux qui, par des modifications chimiques, pourront produire ces substances. Il est bien évident, par exemple, que les matières colorées qui orneront la fleur ne sont pas contenues sous cette forme dans le bulbe; il s'y trouve seulement des substances qui se transformeront facilement en matières colorantes<sup>1</sup>. Ce qui va être dit sous le N° 2 semble montrer que les éléments servant au développement de la fleur dans les Liliacées et Iridées sus-nommées (et en général dans toutes les plantes qui produisent leurs fleurs au printemps, avant ou en même temps que les feuilles) ont été produits l'année précédente, par les feuilles vertes, sous l'influence de la lumière et emmagasinés dans les oignons, bulbes, etc. — 2° Les plantes qui, au commencement de leur période de végétation produisent un certain nombre de feuilles, puis après s'être fortifiées se préparent à fleurir, donnent des résultats divers suivant le degré de développement auquel elles étaient parvenues lorsqu'on les a mises dans l'obscurité. α) La plante peut, par le moyen de ses feuilles, avoir assimilé et emmagasiné dans ses tissus une quantité de matière suffisante pour produire dans l'obscurité un certain nombre de fleurs et même de fruits (*Nicotiana rustica*. Bot. Zeitg. 1863, l. c., p. 5). β) La plante peut avoir déjà produit des boutons d'une certaine grosseur, et emmagasiné dans ses tissus un peu de substance assimilée; si on la porte alors dans l'obscurité, les boutons les plus âgés se développent (souvent seulement un seul), et les plus jeunes se flétrissent et tombent. *Brassica Napus* (exemplaire hiverné au printemps), *Cheiranthus Cheiri* (id.), *Cucurbita Pepo*, *Papaver Rhoeas*, etc. (Bot. Zeitg. 1863, p. 22 et suiv.); γ) La plante peut être apportée dans l'obscurité, dans une condition telle que ses boutons sont encore très-petits et incolores, et que ses tissus

<sup>1</sup> Expériences sur la présence d'un chromogène dans les boutons encore incolores du *Papaver Rhoeas*. Bot. Zeitg. 1863, Beilage, p. 25.

ne renferment qu'une quantité insignifiante de principes élaborés. Aucune fleur nese développera ; tous les boutons périront. C'est ce dernier cas qui est le plus intéressant, et nous nous y arrêterons un peu plus longtemps. Tandis que sur une plante arrivée à cette période de développement, aucune fleur ne paraît lorsque tous les organes sont soustraits à la lumière, on pourra obtenir une floraison abondante si les feuilles restent à la lumière, et si le sommet seulement de la tige ou d'un rameau en est privé. Les feuilles qui se trouvent dans les conditions nécessaires pour assimiler produisent les substances qui, charriées à travers la tige, arrivent au sommet dans l'obscurité et déterminent non-seulement son accroissement et la production de feuilles étiolées, mais encore le développement et l'épanouissement des fleurs. On a ainsi, dans le récipient, un rameau dont les organes de végétation sont tout à fait anormaux et étiolés, mais dont les fleurs, à quelques exceptions près, sont bien conformées. On comprend facilement que les fleurs produites dans l'obscurité seront d'autant plus abondantes, qu'il y aura plus de feuilles assimilant à la lumière et que celle-ci sera plus intense. Tout en ren-

voyant à mon dernier travail, Bot. Zeitg. 1865, pour le détail des expériences, je compléterai ce que j'ai dit ici en en donnant les résultats principaux.

Deux plantes aussi semblables que possible sont choisies; au moment où elles commencent à fleurir, l'une est mise dans l'obscurité et l'autre arrangée comme dans la fig. 65. La baguette *s* porte un cylindre *R* de carton épais et opaque, sur lequel s'adapte un couvercle *Rd* de même substance. Sur le fond ou sur un des côtés de *R* un trou est percé pour l'introduction du sommet de la branche *g* : celui-ci est fixé au moyen de deux morceaux de liège, et les fissures sont bouchées avec du coton nou filé. L'appareil est placé sur une fenêtre bien éclairée. Il faut que le cylindre *R* ait au moins 40 cent. de hauteur et 20 cent. de diamètre pour que le rameau floral ait la place de se développer. Pour éviter une trop forte élévation de température dans le cylindre *R* il convient de le mettre à l'ombre, tandis que les feuilles



Fig. 6 b.

restent au soleil; on obtient cela facilement en recouvrant *R* d'un autre cylindre plus grand de même substance. Pour les expériences sur des plantes de courge, j'ai employé une boîte de carton parallépipède (dimension 73 cent. sur 31) avec des ouvertures pour l'introduction des rameaux et pour l'observation. J'ai fait l'expérience inverse sur le *Phaseolus multiflorus*, et l'*Anthirrhinum majus*; les feuilles étaient maintenues dans l'obscurité tandis que le rameau floral arrivait à la lumière. Tous les boutons se flétrirent comme lorsque la plante entière est dans l'obscurité; les feuilles ne produisaient naturellement pas de principes élaborés, et les boutons sont, paraît-il, incapables de se suffire à eux-mêmes.

Dans l'expérience fig. 6 *b*, comme je l'ai déjà laissé entendre, un certain nombre de fleurs acquièrent un développement normal, tandis que d'autres restèrent en chemin. Je ne regarde pas comme anormaux le calice et les carpelles qui sont restés blanchâtres, parce que cela n'a rien à faire avec la croissance des cellules, mais seulement avec la combinaison chimique du principe colorant de la chlorophylle; ce que je regarde comme anomalies, c'est quand une partie ou toute la corolle reste petite, d'une couleur indécise; quand les anthères ne s'ouvrent pas, quand le pollen est mal conformé, le stigmate infécondable, etc. Ces fleurs mal conformées ne prouvent rien contre l'hypothèse admise au commencement de ce paragraphe, et on ne peut pas attribuer leurs défauts à l'absence de lumière, puisqu'il en existe à côté, avant et après elles, qui sont parfaitement organisées et capables de remplir toutes leurs fonctions. On peut donner pour cela un motif beaucoup plus plausible, bien qu'il ne soit pas encore prouvé par l'expérience. Les fleurs ou les inflorescences sont, dans les plantes que j'ai employées, situées à l'aisselle des feuilles; dans les conditions habituelles ces dernières assimilent, et leurs produits peuvent atteindre le bouton par une route et dans un temps très-courts. Mais si le rameau est dans l'obscurité, les choses changent, les feuilles à l'aisselle desquelles se trouvent les boutons sont étiolées et n'assimilent pas. Il faut donc que ces derniers reçoivent les matériaux dont ils ont besoin des feuilles restées à la lumière; mais celles-ci se trouvent à une certaine distance; le chemin à parcourir à travers les entre-nœuds s'est trouvé dans mes expériences de 5 décim., 1<sup>m</sup> et même 2<sup>m</sup>. Les substances mettent du temps pour parcourir cet espace et on peut bien se représenter qu'un bouton placé dans l'obscurité, dans toutes les conditions de température désirables, produise une fleur anor-

male parce qu'il n'a pas encore reçu les matériaux nécessaires. Ceux-ci, arrivés trop tard pour le premier bouton, peuvent être utilisés par les suivants. C'est ainsi que j'explique facilement le fait si souvent observé dans mes expériences que la première fleur développée dans l'obscurité est anormale, tandis que les suivantes atteignent une taille souvent remarquable (*Cucurbita*, *Petunia*, *Trapæolum majus*). Cette théorie s'appuie encore sur une observation faite sur le *Trapæolum majus*. Le plus souvent dans ces expériences, les premières fleurs sont normales et ce sont celles qui s'ouvrent lorsque le rameau étiolé s'est fort allongé, qui offrent les transformations les plus extraordinaires ; chez les dernières le calice et la corolle s'entr'ouvrent, bien qu'encore très-petits et incolores, et les étamines restent réunies en une masse au centre de la fleur. J'ai pu reproduire ce phénomène sur des plantes qui restaient à la lumière, en enlevant les feuilles de la partie moyenne de la tige et celles à l'aisselle desquelles se trouvaient les boutons. Ceux-ci trop éloignés des feuilles assimilantes ne vinrent pas à bien. Mais lorsque de nouvelles feuilles se furent développées au sommet, les boutons situés à leur aisselle donnèrent des fleurs parfaites. — On peut aussi expliquer l'anomalie des dernières fleurs dans le récipient par le fait que la masse des feuilles ne s'augmente pas avec le nombre des fleurs, mais bien plutôt diminue par l'âge, le dessèchement, etc. Ainsi, les derniers boutons ne sont qu'imparfaitement nourris. Mais cela ne se présente pas régulièrement. L'alternance de fleurs normales et anormales dans le récipient peut aussi tenir à ce que les feuilles sont tantôt bien éclairées et à une température convenable, et assimilent beaucoup ; tantôt la lumière et la température diminuant, elles n'assimilent presque plus. Dans ce cas-là l'arrivée de matières assimilées aux boutons est inégale et intermittente. Cette expérience dépend donc de beaucoup de circonstances qui demandent à être toutes soigneusement étudiées. Sur un *Trapæolum majus* j'ai obtenu dans le récipient 9 fleurs normales et plusieurs anormales ; un *Cucurbita Pepo* qui avait 11 feuilles à la lumière donna dans le récipient 22 fleurs, tantôt normales tantôt anormales (toutes mâles) sur un rameau étiolé de 2,05 cent. de longueur. Quelques-unes étaient remarquablement grandes, toutes avaient le pollen très-bien conformé ; il y avait en outre un très-grand nombre de boutons, soit mâles soit femelles. Le bourgeon terminal d'un *Petunia* de jardin ordinaire produisit dans l'obscurité 21 fleurs, la plupart normales ; quelques-unes par-ci par-là étaient mal confor-

mées ; la quinzième fut fécondée avec le pollen d'une fleur développée à la lumière, elle produisit un fruit qui mûrit fort bien ; je n'ai pas examiné si les graines étaient capables de germer. Le rameau étiole était long de 123 cent. — Un *Ipomœa purpurea* avec 12 feuilles à la lumière produisit dans l'obscurité 8 belles fleurs ; une *Veronica speciosa* avec beaucoup de feuilles donna 4 épis contenant des centaines de fleurs ; un *Phaseolus multiflorus* (16 feuilles éclairées) produisit 3 inflorescences avec 38 fleurs ; un *Cheiranthus Cheiri*, 13 fleurs ; quelques-unes seulement étaient en partie anormales, les boutons avaient été mis dans l'obscurité, lorsqu'ils étaient encore fort jeunes. Le *Linum usitatissimum* est la seule de mes plantes dont les boutons ne se soient jamais développés dans l'obscurité.

Je n'ai encore fait que peu d'expériences sur le développement des fruits. J'ai déjà dit qu'une *Nicotiana rustica* me donna 2 fruits avec de nombreuses graines fertiles. Les fleurs s'étaient fécondées elles-mêmes dans l'obscurité. Une fleur femelle de *Cucurbita Pepo*, qui s'était développée dans le récipient fut fécondée avec du pollen pris en plein air. Elle donna un fruit étiole, qui fut cueilli avant maturité ; il pesait 472,5 gr. et contenait 35 graines bien conformées. La plante avait 13 feuilles hors du récipient. Une inflorescence d'*Allium Porrum* en plein air, fut mise dans une enveloppe opaque, elle donna 28 fruits dont 8 graines germèrent. A deux reprises des boutons et des fleurs de *Papaver somniferum* furent mis dans l'obscurité ; dans les deux cas il se développa des capsules (jaunes avant la maturité) avec des centaines de graines qui, en général, germèrent mal ; dans un seul cas 6 réussirent.

#### e. Influence de la lumière sur la tension des tissus.

§ 16. *Définitions.* Lorsque des organes encore susceptibles de s'allonger sont éclairés inégalement de différents côtés, ils s'inclinent du côté de la lumière la plus forte ou la plus faible. C'est ce phénomène que, dans ce qui va suivre, nous désignerons sous le nom d'*Héliotropisme*, positif quand la concavité de la courbure est tournée du côté le plus éclairé, négatif dans le cas contraire.

Beaucoup d'organes à chlorophylle sont doués de la propriété de se courber tantôt dans un sens et tantôt dans l'autre. L'organe est animé d'un mouvement de va et vient dans lequel le plan de courbure n'est pas dans un rapport fixe avec le plan d'incidence de la lumière la plus forte. Il n'est pas rare de voir ces organes

animés de mouvements périodiques se courber d'un certain côté lorsqu'on les secoue. Parmi les conditions qui les maintiennent dans cet état d'excitabilité, il faut mentionner comme l'une des plus importantes, la lumière à un certain degré d'intensité. Lorsque les plantes ont été fortement éclairées elles gardent dans l'obscurité la faculté de se mouvoir, mais pour peu de temps seulement. Bientôt la sensibilité disparaît, pour revenir lorsque la lumière recommence à agir. Ainsi, un éclairage suffisant produit dans les tissus un état particulier, que nous désignerons sous le nom de *Phototone*, l'opposant à la *Rigidité* causée par un long séjour dans l'obscurité; l'influence de la lumière dans ces cas-ci peut être distinguée de ses autres effets et nommée influence *inductive*.

Lorsqu'un organe pareil se trouvera en état phototonique, tout changement dans l'intensité de la lumière occasionnera des courbures qui s'exécuteront dans le plan des mouvements périodiques. Si l'organe est sensible à un ébranlement, un choc agira dans le même sens que la diminution de l'éclairage. Cette influence particulière de la lumière se distingue de l'héliotropisme en ce que : 1° La direction de la courbure n'est pas dans un rapport géométrique constant avec la direction du rayon incident; 2° Il ne s'agit pas ici d'une lumière inégale des deux côtés, mais d'une augmentation ou d'une diminution de l'éclairage général; 3° La lumière n'a d'influence appréciable que si les plantes sont phototoniques, tandis que l'héliotropisme n'en est que plus visible si les organes sortent d'un long séjour dans l'obscurité. On peut désigner comme *paratonique* l'influence exercée par le changement de l'éclairage sur une plante phototonique. La question du mécanisme qui permet aux organes ce mouvement, sera traitée dans le chapitre « Tension des tissus. » Qu'il suffise ici de considérer les manifestations extérieures de ces mouvements dans leurs rapports avec le plan d'incidence, la durée et la couleur de la lumière.

L'introduction de deux mots nouveaux est amplement justifiée par la nécessité de distinguer des phénomènes qui, jusqu'ici, ont été souvent confondus. Voyez : Bonnet, Usage des feuilles, chap. II et III; Sennebier, Physiol. III, 181; Meyen, Physiol. III, 586-587; P. de Candolle, Physiol. II, 853; Unger, Anat. et Phys. 1854, p. 405.

L'enroulement des vrilles et des tiges volubiles est tout à fait indépendant de la lumière; dans l'obscurité la plus profonde, elles entourent tout aussi bien leurs supports, et cela, même quand la plante complètement étiolée ne contient plus de chlorophylle. H. von Mohl<sup>1</sup> a le premier démontré ce

<sup>1</sup> Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen, 1825, § 68 et § 84.

fait pour les vrilles du *Pisum sativum* et du *Lathyrus odoratus*, et pour les tiges d'*Ipomæa* et de *Phaseolus vulgaris*. Dans mes expériences, des vrilles complètement étiolées de *Bryonia dioïca* et de *Cucurbita Pepo* et des tiges également étiolées d'*Ipomæa* et de *Phaseolus multiflorus* exécutèrent tous les mouvements (enroulement des vrilles, torsion des entrenœuds) nécessaires pour embrasser un support.

§ 17. *Héliotropisme*. — Les courbures héliotropes se font dans la plupart des cas de telle façon que le côté concave est dirigé vers la lumière la plus intense : (héliot. positif). Le cas contraire est relativement rare. Le degré de courbure (du moins pour l'héliotropisme positif) dépend de la souplesse des organes, de la différence d'éclairage des deux côtés et de la durée de cet état. Les rayons de réfrangibilité diverse agissent d'une manière très-différente ; chose remarquable, ce sont les rayons très-réfringents, dits chimiques (bleus, violets, ultra-violets), qui le font avec le plus d'énergie. La lumière artificielle agit comme celle du soleil (flamme d'huile, lumière électrique).

L'utilité des courbures héliotropes pour la plante est facile à reconnaître. Les pétioles et les entrenœuds se trouvent par là placés de manière à ce que la surface supérieure des feuilles soit autant que possible à angle droit avec le rayon incident. C'est ainsi qu'elle reçoit la plus grande quantité de lumière. Les tiges volubiles ne sont, comme H. v. Mohl l'a montré, pas ou presque pas héliotropes ; cette qualité ne ferait en effet que rendre leur enroulement plus difficile<sup>1</sup> ; en revanche, les pétioles sur toute leur longueur ou sur une partie seulement (coussinets) sont très-sensibles à la lumière. Les tiges grimpantes, comme celle du lierre, offrent un exemple de l'héliotropisme négatif ; par ce moyen elles s'appliquent plus fortement contre leur support. Mais les feuilles ont l'héliotropisme positif et tournent leur face supérieure vers la lumière. Les vrilles semblent être négativement héliotropes, mais l'effet est toujours faible (*Vitis*). Les parties des feuilles qui sont animées de mouvements périodiques (*Phaseolus*) peuvent, indépendamment de leur sensibilité à l'influence paratonique de la lumière, être héliotropes ; il est du reste facile de comprendre que les courbures paratoniques, agissant concurremment avec l'héliotropisme, ont pour résultat final de tourner les feuilles vers la lumière.

L'héliotropisme positif est si répandu qu'il est inutile d'en donner des exemples. Rappelons seulement, pour montrer son importance, que des

<sup>1</sup> La partie inférieure de ces tiges, qui ne s'enroule pas, est héliotrope.



cellules isolées comme les *Vaucheria* où les entre-nœuds de *Nitella* sont héliotropes. — Les cas bien constatés d'héliotropisme négatif sont, par contre, rares. Celui du lierre a été étudié par Dutrochet <sup>1</sup>. Il a trouvé que l'extrémité des rameaux séparée de leur support s'y est de nouveau appliquée au bout de six heures. Dans une chambre, ils se détournent de la fenêtre. L'exemple le plus frappant est offert par la portion hypocotylée des germes du *Viscum album* (plante dont les autres parties paraissent, par sa manière de vivre, soustraites à l'héliotropisme). Dutrochet <sup>2</sup> fixa des graines contre une fenêtre: la racine se dirigea du côté le plus sombre. — Le *Trapœolum majus* offre certaines particularités: la partie inférieure de la tige de jeunes plantes cultivées sur une fenêtre est positivement héliotrope. Lorsque par l'intermédiaire du cambium la tige s'est un peu épaissie, l'effet cesse, et plus tard c'est la partie convexe qui est tournée vers la fenêtre; les feuilles sont douées d'héliotropisme positif: l'effet sur elles est énergique. — Les racines sont tantôt positives, tantôt négatives. Dans le premier cas sont les racines de *Mirabilis Jalapa*: d'après Dutrochet celles d'*Allium sativum*, et d'après Durand <sup>3</sup> celles d'*Allium Cepa*. D'après le premier de ces auteurs, les racines aériennes de *Pothos digitata* sont négatives; il en est de même, d'après Payer <sup>4</sup>, des racines de *Brassica*, *Sinapis alba*, *Sedum Telephium*, *Rhagadiolus lampsanoïdes*, *Cichorium spinosum* et *Hieriacium*. Durand range dans la même classe celles de *Raphanus sativus*, *Cheiranthus incanus*, *Myagrimum sativum*, *Isatis* et les racines secondaires du *Lathyrus odoratus*. Les deux opinions ont été émises au sujet des racines principales de *Lepidium sativum*. D'après Hofmeister, des racines de *Cordylina vivipara* croissant dans l'eau sont très-fortement héliotropes négatives <sup>5</sup>. Naturellement pour de pareilles expériences, les racines doivent se développer dans des vases transparents renfermant de l'eau ou de l'air humide. Dans les *Lemma* cultivées sur des verres, on remarque toujours facilement un héliotropisme positif des racines très-marqué. J'ai bien vu des racines de *Phaseolus*, *Zea Maïs*, *Cucurbita Pepo*, *Juglans regia*, *Pistia Stratiotes*, *Myosotis*, *Callitriche*, *Beta vulgaris*, *Cannabis sativa*, *Quercus*, *Allium Cepa*, cultivées dans l'eau se tourner du côté de la lumière, mais seulement lorsque celle-ci était très-intense. D'après le mode de croissance des racines, ce n'est qu'un très-petit espace au-dessus de l'extrémité qui est affecté par les courbures; mais celles-ci dépassent souvent le demi-cercle. Pendant la nuit, l'extrémité de ces racines, en croissant, est entraînée en bas par la pesanteur; la partie qui se développe le jour suivant se courbe de nouveau sous l'influence de l'héliotropisme. Aussi, au bout de quelques jours, la racine offre une apparence zigzagüe particulière, où les parties concaves tournées vers la lumière alternent avec des parties droites.

*Lumière artificielle.* D'après Hervé-Mangon <sup>6</sup>, des germes de seigle se

<sup>1</sup> Mém. II, 68.

<sup>2</sup> Mém. II, 63.

<sup>3</sup> Froriep's Notizen, 1846, XXXVIII, n° 8.

<sup>4</sup> Comptes rendus, XVIII, 35.

<sup>5</sup> Ber. d. kön. Sächs. Ges. d. Wiss. 1860, p. 208.

<sup>6</sup> Comptes rendus, 1861, p. 243.

dirigent vers la lumière produite par un appareil électrique. Hallier vit une tige d'*Ornithogalum umbellatum* se courber sous l'influence d'une lanterne éloignée de 30 pieds.

*Lumières colorées.* Les premières observations valables ont été faites par Poggioli, Payer, Dutrochet, Zantedeschi<sup>1</sup>; les meilleures sont, sans contredit, celles de Gardner et de Guillemain. Le premier a trouvé que, dans toutes les couleurs du spectre, les plantes se courbent. Dans une boîte recevant d'un côté de la lumière rouge, de l'autre de la lumière bleue, elles se dirigent vers cette dernière; de même, si le rouge est remplacé par du vert, de l'orange ou du jaune. De la lumière entièrement privée des rayons qui agissent sur la plaque photographique<sup>2</sup> eut encore de l'influence. Guillemain étudia les courbures dans différentes parties du spectre sur des germes de cresson et de moutarde blanche, d'après la même méthode qu'il avait employée pour le verdissement. Il est arrivé à la conclusion que les jeunes plantes étiolées se courbent sous l'influence de toutes les parties du spectre, à l'exception peut-être des rayons caloriques les moins réfrangibles ou de ceux de moindre température. Les rayons caloriques moins réfrangibles que le rouge et les rayons chimiques plus réfrangibles que le violet sont le siège de deux maxima d'énergie. Le premier maximum est entre les lignes H et I de Fraunhofer; le second varie suivant l'heure, la saison et suivant d'autres circonstances encore. Dans le spectre obtenu avec un prisme de quartz, l'influence s'étend au delà des rayons indiqués par les substances fluorescentes et l'iodure d'argent. Les deux maxima d'intensité héliotrope sont séparés par un minimum qui se trouve dans le bleu près de la ligne F. — D'après Gardner et Guillemain, les plantes qui sont dans le spectre offrent, indépendamment de la courbure générale vers la lumière, une flexion latérale vers la région indigo. — J'ai observé l'influence de la lumière orange et bleue obtenue à travers une solution de bichromate de potasse et à travers une solution d'oxyde de cuivre ammoniacal (§ 3, appareil fig. 4). Dans le premier cas, où la lumière était composée de rayons rouges, oranges, jaunes et verts, il n'y eut aucune courbure, tandis que l'effet fut très-énergique dans la lumière composée de vert, de bleu, de violet et ultra-violet (germes étiolés de *Triticum vulgare*, *Carthamus tinctorius*, *Sinapis alba*, *Pisum sativum*, *Zea Maïs*, *Lupinus albus*, *Linum usitatissimum* et *grandiflorum*). L'absence de courbure dans la lumière orangée est en opposition avec les idées de Gardner et de Guillemain, mais se trouve être d'accord avec l'observation de Zantedeschi, d'après laquelle l'*Oxalis multiflora* et l'*Impatiens Balsamina* ne se courbèrent pas derrière des verres rouges, oranges et jaunes. Il est possible qu'une couche un peu épaisse de bichromate anéantisse certains rayons qui, dans la lumière solaire, se mêlent au rouge et au jaune par dispersion incomplète. Dutrochet, à ce même propos, prétend que derrière un verre qui ne laissait passer que de la lumière rouge, les entre-nœuds minces se courbèrent, mais pas les plus épais<sup>3</sup>. La question

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1842, p. 1194; 1843, XVI, 749. — Ann. des Sc. nat. 1843, XX, 329. Bot. Zeitg. 1864, p. 355.

<sup>2</sup> Voyez, § 3.

<sup>3</sup> Ann. des Sc. nat. XX, 329.

n'est donc pas encore tranchée ; on fera sans aucun doute des progrès en soumettant les matières colorées, verres ou solutions à un examen spectroscopique attentif ; on se perfectionnera aussi pour l'emploi du spectre lui-même. — Comme dans le prisme il y a toujours, indépendamment de la séparation des couleurs, un peu de diffusion, le spectre contiendra constamment une certaine quantité de lumière non décomposée. A ce point de vue-là, des couleurs artificielles bien éprouvées devront être préférées : mais dans l'examen spectroscopique, lorsqu'il s'agit d'écarter certains rayons, il ne faut pas perdre de vue l'intensité de la lumière qui restera pour éclairer l'expérience.

J'ai observé sur des plantes développées derrière une solution de bichromate de potasse que les plus petites feuilles de *Linum usitatissimum* et *grandiflorum* s'enroulent sur la face inférieure ; les cotylédons de *Linum*, *Ipomæa*, *Brassica*, *Sinapis* et *Helianthus* prennent une forme de capuchon. Martins <sup>1</sup> a remarqué la même chose sur des feuilles de *Lepidium sativum* et de *Linum usitatissimum* derrière des verres rouges, jaunes et violets. Mais la même chose arrive quelquefois dans l'obscurité et sur des feuilles étiolées.

§ 18. *Phototone et Rigidité ; Mouvements périodiques et paratoniques des feuilles.* Lorsqu'on soumet des plantes dont les feuilles sont animées de mouvements périodiques (*Phaseolus*, *Acacia*) ou sont sensibles (*Oxalis acetosella*, *Mimosa pudica*) à la lumière dispersée de faible intensité, ou à l'obscurité, ces phénomènes ne cessent pas immédiatement. Les feuilles continuent pour un temps, qui varie avec la température et le degré d'obscurité, et qui peut atteindre plusieurs jours, à exécuter leurs mouvements périodiques et à être sensibles aux chocs. Cet état d'équilibre instable ne dure cependant pas indéfiniment : les mouvements périodiques ne sont plus aussi réguliers, la sensibilité diminue et les tissus finissent par entrer dans un état d'équilibre stable. Cette rigidité n'est d'abord pas mortelle, mais si elle se prolonge trop longtemps, les feuilles souffrent et tombent. Si on transporte les plantes à temps dans une place suffisamment éclairée, la rigidité persiste pendant quelques heures, ou même quelquefois pendant des jours entiers ; mais peu à peu, sous l'influence prolongée de la lumière, la sensibilité revient, les mouvements périodiques reparaissent, la plante est de nouveau en état phototonique. Cet état est donc lié à une certaine intensité (dont on ne sait rien de positif) et à une certaine durée de la lumière ; mais on ignore complètement quelles sont les couleurs du spectre qui ont la vertu de rendre phototonique une plante rigide. Il est assez vraisemblable que d'autres organes (à chlorophylle) subissent, dans

<sup>1</sup> Bot. Zeitg. 1854, p. 82.

les mêmes conditions, un changement intérieur analogue, mais nous manquons de moyens pour l'apprécier.

Ainsi, lorsqu'une] plante se trouve en état phototonique, elle exécute ses mouvements périodiques, indépendamment de l'action directe de la lumière. Ils se produisent aussi bien dans une obscurité et dans une lumière constante (le dernier cas n'a été constaté qu'une fois). Seulement l'intervalle entre eux est plus court que sous l'influence ordinaire du jour et de la nuit. L'état phototonique représente donc une condition intérieure particulière de la plante, indépendante des agents extérieurs et qui se manifeste au dehors par les mouvements périodiques. — Mais en outre, dans cet état, les organes mobiles sont très-sensibles à l'influence directe de la lumière; diminue-t-elle, le limbe des feuilles se plie sur la face supérieure ou inférieure (position de sommeil); augmente-t-elle, les limbes, au contraire, s'étendent et reprennent leur position diurne (état de veille). Suivant la vigueur de la plante ces mouvements se manifestent plus ou moins vite après le changement d'éclairage; dans la lumière comme dans l'obscurité constantes on observe les changements décrits au commencement du paragraphe. — Les mouvements paratoniques occasionnés par un changement d'éclairage ne semblent pas appartenir également à toutes les feuilles mobiles; d'après des descriptions incomplètes de l'*Hedysarum gyrans* (je n'en ai pas observé moi-même), il semblerait que les oscillations périodiques des folioles latérales ne soient pas modifiées par un changement d'éclairage, mais en tous cas on peut supposer que les mouvements de l'*Hedysarum* ne diffèrent de ceux des *Mimosa*, *Phaseolus*, etc. que par leur plus grande fréquence; les longs intervalles des *Mimosa*, etc. peuvent être considérablement abrégés par un éclairage constant; on peut donc supposer qu'ici aussi les folioles sont dans un mouvement de va et vient continu, mais trop lent pour que nous puissions l'apprécier directement. Je crois qu'on pourrait donner l'explication suivante de ces faits. Dans les *Mimosa*, *Phaseolus*, *Acacia*, etc. l'influence paratonique de la lumière est assez puissante pour imposer une période journalière; la tendance naturelle des tissus à se mouvoir périodiquement est devancée par le passage du jour à la nuit; dans l'*Hedysarum*, au contraire, les changements périodiques des tissus sont assez puissants, pour que l'influence paratonique des modifications journalières d'éclairage ne se fasse pas sentir.

Il faut enfin remarquer, en terminant, que l'état de sommeil

occasionné dans les feuilles phototoniques par des mouvements périodiques spontanés ou par l'influence paratonique d'une obscurité soudaine, est très-différent de l'équilibre stable de la rigidité; dans ce dernier cas, les folioles sont déployées comme dans la position diurne.

Dans cet exposé, je ne m'écarte des autres auteurs qu'en ce que j'ai plus nettement distingué les différents effets de la lumière et les différentes conditions des tissus. Les observations sur lesquelles je m'appuie sont rassemblées dans mon mémoire: « Ueber die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane » (Flora, 1863, n° 30-31), auquel je renvoie aussi pour un résumé bibliographique.

La tablelle suivante aidera à bien comprendre la classification des faits:

I. *État d'immobilité: Rigidité* causée par un long séjour dans l'obscurité.

- a) Aucune sensibilité aux chocs.
- b) Pas de sensibilité à l'influence paratonique de la lumière.
- c) Pas de mouvements périodiques causés par une modification intérieure des tissus.

II. *Mobilité causée par un éclairage prolongé: Phototone.*

- d) Sensibilité aux chocs.
- e) Sensibilité à l'influence paratonique de la lumière.
  - α) Une augmentation d'éclairage amène la position diurne.
  - β) Une diminution amène la position nocturne.
- f) Mouvements périodiques spontanés indépendants d'un éclairage ou d'une obscurité constante.

Du Hamel savait déjà que les mouvements périodiques des *Mimosa* continuent pendant longtemps dans une obscurité complète; de Candolle montra que la même chose se passe pour une illumination artificielle constante, et que par là la durée des oscillations est diminuée. J'ai fait la même observation, dans une obscurité constante, sur le *Phaseolus*, *Oxalis incarnata* et *acetosella*, *Trifolium incarnatum* et *pratense*, *Acacia Lophantha* et *Mimosa pudica*. Des travaux de Dutrochet il ressort que, dans l'obscurité, la rigidité arrive d'autant plus vite que la température est plus élevée (au-dessus d'un certain minimum), et que la promptitude du retour à l'état phototonique est en raison directe de la vivacité de la lumière. J'ai le premier observé que, dans la lumière diffuse du fond d'une chambre, la rigidité se manifeste. Comme exemple de ce genre de recherches, je citerai ici la série suivante d'observations tirée de mon mémoire. Le 24 septembre 1863, à 9 heures du soir, un pied robuste de *Mimosa pudica* fut placé dans une armoire en bois fermant bien et renfermant un thermomètre.

Jours du mois.	Heure.	Tempér. ° C.	État des feuilles du Mimosa.
24	9 ap. m.	16,5	État de sommeil.
25	7 av. m.	16,0	État de veille, sensibilité.
	8 »	16,0	Feuilles inf. ouv., sup. $\frac{1}{2}$ ouv., beaucoup irrégul.
	9 »	16,0	Feuilles infér. ouvertes, supér. fermées.
	12 m.	16,3	Feuilles inf. et 1 sup. ouvertes, les autres irrégulières, angles d'ouverture 90°-130°.
25	2 ap. m.	16,3	Beaucoup de feuilles ouvertes 180°-130°.
	4 »	16,5	Feuilles inf. ouv. 180°, moyennes 90°, sup. 180°.
	7 »	16,0	Feuilles sup. et moy. ouv. 60°-90°, les tout à fait sup. fermées.
	26	7 av. m.	16,1
9 »		16,0	Feuilles inf. ouv. 90°, sup. fermées.
12 m.		16,2	Irrégul., beaucoup ouv. 90°, pas de sensibilité.
2 ap. m.		16,5	Folioles ouv. 180°-120°, les sup. fermées.
26	4 »	16,3	Beaucoup ouvertes 90°, assez de sensibilité.
	6 »	16,5	Ouverture 60°, pas de sensibilité.
	10 »	16,2	Fermées, en partie sensibles.
	27	7 av. m.	15,6
9 »		15,3	Ouv. 180°, folioles insens., coussin. un peu sens.
11 $\frac{3}{4}$ »		15,5	Idem.
1 $\frac{3}{4}$ ap. m.		15,5	Foliol. sup. ferm., inf. ouv., quelques-unes sens.
27	3 »	15,3	F. inf. ouv. 90°, sup. fermées, à peine sensibles.
	7 »	15,0	La plupart ouvertes 180°, irrégulières.
	9 »	15,0	Ouverture 180°-90°, irrégulières.
	28	7 av. m.	15,0
9 »		15,5	Id. Pétioles tournés un peu en bas, pétioles fortement en bas.
28	11 »	15,6	Id. Rigidité.

Ainsi le 28, à 11 heures avant midi, la plante était rigide; elle fut immédiatement placée sur une fenêtre S.-E où, dans les jours suivants, la température varia de 15,8° C. à 16,8° C. Jusqu'au 29 septembre, à 9 après midi, les feuilles gardèrent la position qu'elles avaient prise dans l'obscurité, bien qu'elles eussent été quelques heures au soleil. Le 30, les coussinets montrèrent un peu de sensibilité; les folioles étaient encore rigides; plusieurs tombèrent. Le 1<sup>er</sup> octobre, à 9 après midi, les folioles d'une feuille prirent la position de sommeil. Les autres étaient toujours rigides; le 3 octobre, les feuilles qui restaient, étaient de nouveau sensibles et animées de mouvements périodiques. D'après cette expérience, il semblerait que la sensibilité aux ébranlements subit aussi des modifications périodiques.

Dans ce paragraphe sur les mouvements, nous ne nous sommes occupés que de l'influence de la lumière, et point de toutes les autres circonstances qui agissent sur eux simultanément. Ces considérations ont d'autant moins la prétention d'être complètes, qu'il aurait fallu y ajouter beaucoup de données scientifiques et bibliographiques: par exemple, Meyen, Physiologie, III, p. 515 et suiv.; Unger, Anat. und Physiol. der Pflanzen, p. 415 et suiv.

## II

## CHALEUR

## CHAPITRE DEUXIÈME

**Influence de la chaleur sur la végétation.**

§ 19. La vie des cellules repose sur les mouvements des petites particules qu'elles ont attirées de l'extérieur à l'intérieur; les atomes de valeur chimique différente s'unissent et se séparent successivement à des moments et dans des places différentes; les solides se dissolvent dans les liquides; les molécules dissoutes se précipitent de nouveau; en général toutes les substances contenues dans les liquides pénètrent par diffusion dans les interstices moléculaires des parties constituantes de la cellule, le protoplasma et la membrane. Chacun de ces mouvements d'atomes et de molécules dépend de la température suivant une loi qu'il est impossible de déterminer dans chaque cas particulier, mais la théorie mécanique de la chaleur nous permet au moins d'indiquer le plan général de cette relation; par l'échauffement ou le refroidissement des parties organisées des cellules et des liquides qui les baignent, la position respective des atomes et des molécules (disgrégation, suivant Clausius<sup>1</sup>) est modifiée, les intervalles qui les séparent sont augmentés ou diminués; mais ces changements dans la position des éléments doivent tendre à modifier aussi l'influence de leur attraction relative, car l'énergie de cette force est en fonction de la distance. —

<sup>1</sup> Clausius, Abhandlungen über die mechanische Wärmetheorie. Braunschweig, 1864, I. Abth. p. 247 et suiv.

Sous l'influence de la chaleur la même chose se passe dans la cellule que dans le mercure d'un thermomètre, mais avec un élément nouveau de complication; en effet, au lieu d'avoir comme dans le mercure des parties semblables et semblablement disposées qui s'éloignent et se rapprochent les unes des autres, nous avons dans les cellules des atomes doués de propriétés chimiques différentes et des molécules dont la position relative varie (solution, organes imbibés de liquides); sous l'influence de la chaleur, ces différentes parties peuvent être mises en mouvement: elles s'éloignent et se rapprochent de telle façon que les unes, d'abord indifférentes, se combinent ensemble; d'autres, d'abord combinées, se séparent; un nouvel état d'équilibre paraît<sup>1</sup>. Il ne s'agit donc pas ici, comme dans le mercure, d'un simple changement de place des éléments, qui, détruit par un changement de température en sens contraire, peut se représenter dans les mêmes circonstances qui lui ont une première fois donné naissance; l'influence de la chaleur modifie l'état intérieur des cellules, et à différents moments, la même différence produira des résultats différents.

Si l'on veut étudier sérieusement l'influence de la chaleur sur la végétation, il ne suffira pas d'observer dans un cas donné l'effet d'une certaine température sur la vie d'une plante particulière; le physiologiste devra bien plutôt chercher à isoler certains groupes de phénomènes autant que possible semblables entre eux, et à constater leurs rapports avec la température. On aura une connaissance assez approfondie du sujet, lorsqu'ayant d'abord déterminé le degré d'échauffement ou de refroidissement dû à la conductibilité et au rayonnement et les changements de volume qui y correspondent, on aura examiné ensuite dans leurs rapports avec la chaleur, les différentes phases de la croissance d'une des parties de la cellule (par ex. la division du protoplasma et ses mouvements), des opérations chimiques faciles à reconnaître (verdissement de la chlorophylle, élimination de l'oxygène, production de l'acide carbonique, production de l'amidon, etc.), l'imbibition, la diosmose; mais des études de ce genre n'ont été faites jusqu'à présent qu'occasionnellement et d'une manière bien incomplète. On peut cependant extraire des documents existants un certain nombre de données générales: 1<sup>o</sup> Chaque phénomène particulier de végétation est compris entre des limites de température fixes. Si elles sont dépassées,

<sup>1</sup> Clausius, l. c. p. 269, sur les combinaisons et décompositions chimiques produites par la chaleur.



la vie s'arrête suspendue pour un temps seulement, ou pour toujours si l'arrangement des molécules dans les tissus organisés a été trop profondément modifié; 2° Entre ces limites, l'énergie de la végétation augmente jusqu'à un certain maximum de température, la durée de ses phases est abrégée; mais il n'existe pas de proportion simple pour exprimer les rapports entre l'augmentation de la température et la rapidité des phénomènes; 3° Ce n'est pas seulement la hauteur de la température supposée constante, mais aussi ses fluctuations qui influent sur l'énergie des phénomènes dans l'intérieur des cellules <sup>1</sup>.

a. Des causes qui déterminent la température intérieure des plantes.

§ 20. Bien que dans chaque plante une certaine quantité de chaleur soit incessamment produite par l'absorption de l'oxygène et la production de l'acide carbonique, et que cette circonstance doive contribuer à élever la température des tissus (ce qui, en effet, peut se constater dans certains cas), en général l'influence de cette source calorifique joue un si petit rôle en face des autres causes qui déterminent la température intérieure des plantes, qu'il est permis de la négliger <sup>2</sup>. Ce sont les trois circonstances suivantes qu'il faut surtout considérer : la conductibilité, le rayonnement et le refroidissement produit par l'élimination de l'oxygène; pour les plantes aériennes il faut ajouter un quatrième point, la formation de vapeur d'eau par la transpiration; c'est à l'intérieur des cellules que l'eau prend la chaleur nécessaire pour se transformer en vapeur.

Nous ne possédons pas d'observations physiologiques concluantes sur le rayonnement (pouvoir d'absorption et d'émission des parties des plantes); l'influence de l'élimination de l'oxygène et de la transpiration, qui pourraient être calculées d'après d'autres données, n'ont pas davantage été étudiées. Ce n'est que sur la conductibilité et la température des parties massives, comme les troncs des arbres, que nous connaissons quelque chose.

L'influence de la conductibilité sur les petits végétaux comme la plupart des algues, les lichens, les champignons, les mousses, etc. peut s'exprimer d'une manière bien plus simple que pour les plantes massives. Les premiers de ces végétaux, grâce au développement de la surface par rapport à leur volume, tendront toujours à se mettre

<sup>1</sup> Mouvements du Protoplasma. Gel.

<sup>2</sup> Voyez le chapitre: « Respiration. »

en équilibre de température avec le milieu ambiant, surtout si c'est de l'eau, même en supposant leur conductibilité très-faible. On pourra donc toujours attribuer à ces plantes à peu près la température ambiante, si celle-ci n'est pas soumise à de trop brusques variations et si le rayonnement ne vient pas modifier le résultat. L'élimination de l'oxygène et la transpiration tendent à produire dans les feuilles vertes des plantes terrestres une température inférieure à celle de l'air ambiant; ce résultat surtout sensible sous l'influence directe du soleil est peut-être favorable à la vie des feuilles. Leur développement en surface, leur épiderme nu ou couvert de poils jouent aussi évidemment un grand rôle puisque ces caractères changent avec le lieu d'habitation de la plante; mais ce sont des facteurs dont l'influence est encore inconnue.

La formation de la rosée et de la blanche gelée sur les plantes montre la puissance du rayonnement et ses conséquences. L'émission de rayons caloriques qui se fait dans ce cas ne dépasse pas l'absorption qui, dans d'autres circonstances, a lieu d'une manière tout aussi décisive. Des recherches physiologiques faites dans cette direction, en regard de la distribution géographique des plantes, donneraient évidemment de riches résultats.

Dans les parties des plantes qui offrent un volume plus considérable (troncs d'arbres, quelques fruits), la conductibilité, sous l'influence des variations extérieures, occasionne des températures variables à différentes profondeurs.

Pour le bois, il faut encore faire entrer en ligne de compte la différence de conductibilité suivant la longueur des fibres ou perpendiculairement à cette direction; il y a donc là beaucoup de points à examiner qui demandent des observations prolongées. Les dilatations et contractions résultant, dans de grandes masses de tissus, des changements de température, sont rarement très-apparentes, et leurs conséquences physiologiques n'ont jamais été considérées.

La conductibilité dans différentes parties des plantes vivantes et pleines de sève ou mortes, dans les bulbes, les racines, les rejetons de pommes de terre, etc., a été étudiée par Göppert<sup>1</sup>. Knoblauch détermina la vitesse de la conductibilité dans des coupes longitudinales et transversales de fibres ligneuses sèches<sup>2</sup>; voici pour un certain nombre d'arbres les rapports

<sup>1</sup> Wärmeentwicklung, Breslau, 1880, p. 168.

<sup>2</sup> « Ueber den Zusammenhang zwischen physik. Eigensch. und der Structur bei verschiedenen Hölzern, » dans le Polytechn. Centralblatt von Schnedermann und Böttcher, 1859, 5<sup>me</sup> livraison.

qu'il trouva : acacia, buis, cyprès, etc. = 1,25 : 1 ; sureau, lilas, aubépine, noyer, hêtre, orme, chêne, etc. = 1,45 : 1 ; abricotier, fernambouc, etc. = 1,60 : 1 ; saule, châtaignier, tilleul, aune, bouleau, sapin, pin, etc. = 1,8 : 1. Dans ces recherches, il plaçait un fil métallique chauffé dans un trou au milieu d'une planchette recouverte de cire; il remarquait la manière dont la fusion s'étendait autour de ce centre; il obtenait ainsi une ellipse dont le grand et le petit axe sont représentés par les chiffres ci-dessus. Tyn-dall<sup>1</sup> reconnaît aussi que la direction de plus grande conductibilité est celle des fibres suivant leur longueur. MM. Auguste de la Rive et Alphonse de Candolle<sup>2</sup> ont trouvé que des différents bois, les plus denses conduisent mieux la chaleur que les plus légers. Ils ont établi la série suivante, en commençant par les plus favorables : *Cratægus Aria*, *Juglans regia*, *Quercus Robur*, *Pinus Abies*, *Populus italica*, *Quercus Suber*.

Tous ces résultats, obtenus sur du bois sec, seraient probablement différents sur ces bois humides et verts.

Beaucoup d'observateurs se sont occupés de la température des arbres en rapport avec celle de l'air et du sol : le travail de Krutzsch<sup>3</sup> est sans contredit le meilleur. Il introduisait la boule d'un thermomètre dans la tige et dans les rameaux d'un pin de Weymouth et d'un érable; le trou était ensuite soigneusement bouché. Je donnerai les extraits suivants de ses résultats : A un même moment, la température peut être différente dans deux parties d'un arbre, d'autant plus que la différence de diamètre entre ces deux parties est plus considérable. La température est différente dans les différentes couches d'un arbre : souvent au même moment, elle augmente à une place, tandis qu'elle diminue à une autre : la rapidité de variations diffère d'une place à l'autre. Dans les parties les plus minces d'un arbre, le maximum de la température diurne est plus haut, le minimum plus bas que dans les parties plus épaisses : « La température d'un arbre dépend de celle de l'air et du sol ; les deux influences sont également actives à une petite distance au-dessus et au-dessous de la surface du sol ; tandis que les parties supérieures de la tige dépendent seulement de la température de l'air, les parties inférieures des racines, seulement de celle du sol. Il n'est pas possible de tracer une limite exacte à laquelle la dernière s'arrête sur la tige et la première sur les racines. » En général, l'arbre est pendant la journée plus froid, le soir et la nuit plus chaud que l'air ; le matin, il est en hiver plus chaud que l'air, pendant les autres saisons plus froid ; au milieu du jour, la tige et les rameaux sont dans toutes les saisons plus froids que l'air ; le soir, le sommet est toujours plus chaud ; les parties rapprochées du sol sont plus froides en été et au printemps, plus chaudes en hiver et en automne. La température de l'arbre n'atteint jamais le minimum de température des vingt-quatre heures, mais s'en rapproche d'autant plus que le diamètre de la partie qu'on considère est plus faible ; les rameaux les plus minces l'atteignent peut-être bien ; l'arbre

<sup>1</sup> Philosoph. Magaz. 1853.

<sup>2</sup> Bibliot. univ. de Genève, XXXIX, 106.

<sup>3</sup> « Untersuch. über die Temperatur der Bäume im Vergleich zur Luft- und Bodentemperatur. » in dem Tharander Jahrbuch, X, 2, F. III (renferme aussi un bon résumé bibliographique).

reste également toujours au-dessous du maximum des vingt-quatre heures, et cela d'autant plus que les parties sont plus épaisses ; les rameaux les plus minces, lorsqu'ils sont frappés du soleil, peuvent peut-être s'élever au-dessus de ce maximum. Dans les couches ligneuses extérieures, l'oscillation diurne est, chose remarquable, plus faible que dans les couches intérieures. Dans la région inférieure de la tige, les parties médianes du bois ont, probablement à cause de la température du sol, un minimum inférieur à celui de l'air, point que les couches extérieures du bois n'atteignent jamais. Enfin les températures moyennes, journalières et mensuelles, des différentes parties d'un arbre varient entre elles et avec l'air. En été, la température moyenne des parties rapprochées du sol est plus basse, celle des parties rapprochées du sommet plus élevée que celle de l'air. Les rameaux les plus ténus doivent lui être à peu près égaux, étant tantôt un peu plus hauts, tantôt un peu plus bas. La température journalière suit un cours à peu près analogue dans les racines et dans le sol ; mais la température moyenne mensuelle des racines est toujours un peu inférieure à celle du sol, ce qui s'explique, en été par l'entrée de sève fluide attirée de couches plus profondes, et en hiver par l'influence de la tige. Si on compare la partie inférieure du tronc avec les rameaux, on trouve que, pendant le jour, ces derniers s'échauffant plus vite, sont plus chauds que le premier ; le soir, la différence atteint son maximum, mais pendant la nuit c'est le contraire qui arrive. Le même rapport existe entre les parties extérieures et intérieures qu'entre les supérieures et les inférieures. — Les oscillations aériennes se font sentir plus vite dans le pin que dans l'érable ; la conductibilité du premier est deux fois plus considérable que celle du second. — Nous sommes redevables à Rameaux<sup>1</sup> de recherches très-claires dans le même sens. Becquerel<sup>2</sup> a fait connaître quelques observations de Bravais et de Thomas faites en Scandinavie. Dove<sup>3</sup> a remarqué que l'excès de chaleur absorbé par les plantes pendant la journée n'est pas compensé par le rayonnement nocturne ; qu'ainsi la température moyenne des plantes terrestres est plus élevée que celle de l'air.

Les changements de volume dus aux oscillations de la température, ou tout au moins la dilatation dans un sens n'est pas du tout connue pour les parties homogènes, comme par exemple la cellulose. Pour des masses de tissus complexes comme le bois, les données sont fort insuffisantes<sup>4</sup>. Le seul fait positif est la formation de crevasses dans les arbres par la gelée, qui s'explique le plus souvent par une contraction plus considérable du bois dans la direction tangentielle que radiale. Les chiffres donnés par Caspary comme coefficients de dilatation des bois à différentes températures ne méritent pas ce nom, parce qu'il n'a observé que la température de l'air ambiant et pas celle du bois lui-même. Ces recherches devraient être refaites par un observateur bon physicien.

Quant à l'abaissement de la température des plantes sous l'influence du

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. 1843, XIX, 5 et suiv.

<sup>2</sup> Wildas Centralblatt, 1860, p. 825.

<sup>3</sup> « Ueber den Zusammenhang der Wärmeveränderungen der Luft mit der Entwickl. der Pfl. » 1846.

<sup>4</sup> Du Hamel, Fällung der Wälder, I, 229. Meyen, II, 181.

rayonnement, Boussingault <sup>1</sup> affirme que l'herbe, dans les nuits sereines, se refroidit de 7 à 8° au-dessous de la température de l'air.

b. Limites supérieure et inférieure de température permettant la végétation.

§ 21. Il semble au premier coup d'œil qu'il doit être facile d'indiquer théoriquement le degré de température le plus élevé et le plus bas entre lesquels la vie des plantes est possible. On se représente souvent qu'à mesure que la température diminue, les fonctions vitales perdent de leur énergie pour se suspendre tout à fait lorsque la sève se transforme en glace; que d'un autre côté, lorsque la chaleur augmente, il arrive un moment où les matières albumineuses qui ne font défaut à aucune cellule, se coagulent et perdent par là la faculté de se mouvoir. Mais à supposer que, théoriquement, ce mode de détermination fût exact, il ne conduirait pas encore à des chiffres positifs, car il est impossible d'indiquer de prime abord et d'une manière générale le point de congélation et le point de coagulation de mélanges aussi compliqués que la sève des cellules. L'inanité de ces hypothèses est déjà assez évidente lorsqu'on réfléchit que la vie des plantes et des cellules isolées se compose d'une foule de phénomènes chimiques et de mouvements moléculaires qui évidemment ne sont pas tous enfermés dans les mêmes limites de température; l'observation elle-même montre que de nombreuses fonctions vitales sont déjà suspendues bien au-dessus du point de congélation; tandis que de l'autre côté les unes n'atteignent pas la température de coagulation de l'albumine et les autres la dépassent notablement.

Si, d'après des documents très-insuffisants, on essaie d'indiquer les températures extrêmes et connues de végétation, on reconnaît qu'il y a des cas où d'un côté elles atteignent 0° C. et de l'autre dépassent la température de coagulation du blanc d'œuf. Mais ce sont des exceptions; le plus grand nombre des plantes sur lesquelles ont porté les expériences, ne commencent à végéter que lorsque la température est de plusieurs degrés au-dessus de 0° et elles ne vivent pas au delà de + 50° C., bien qu'elles puissent supporter quelque temps cette température. Il faut soigneusement distinguer, si la plante, aux températures extrêmes, est encore en état de croître, d'assimiler, etc., ou, si simplement elle se maintient sans souffrir de dommage sérieux.

<sup>1</sup> Économie rurale, II, 706.

Le problème physiologique vraiment intéressant n'est pas de déterminer les limites extrêmes d'une manière générale, mais bien plutôt d'établir les rapports de chaque fonction vitale d'une plante donnée avec ces limites, et de comparer les résultats à ceux obtenus pour d'autres espèces; c'est ce qui n'a guère été fait jusqu'à présent. Le résumé de nos connaissances montre que la température nécessaire au développement des premières parties du germe varie beaucoup d'une plante à l'autre; il est vraisemblable que dans bien des cas la limite inférieure à laquelle l'assimilation a lieu, est sensiblement plus haute que la limite inférieure à laquelle les principes élaborés, sont utilisés pour la croissance; nous avons déjà vu (§ 3) que la formation du principe colorant des grains de chlorophylle exige une température plus élevée que la croissance des cellules. Beaucoup de plantes distinguées par des produits particuliers ne vivent que dans les climats très-chauds. Rochleder<sup>1</sup> dit à ce sujet: « Nous ne connaissons dans la zone tempérée aucune plante capable de produire l'acide de la cannelle, son aldéhyde ou son alcool. Beaucoup de bases organiques comme la strychnine, la brucine, la cinchonine, la quinine, la caféine, la théobromine, etc., ne se rencontrent jamais dans les régions froides, tandis que d'autres substances qui ne jouent pas un rôle plus important dans le règne végétal sont également bien produites sous tous les climats. Il est évident qu'une plante ne peut pas vivre dans un climat où une ou plusieurs des substances utiles à son existence ne se produisent pas, parce que la température rend impossible la combinaison chimique qui leur donne naissance. »

Il ne s'agit pas seulement de la production de telle ou telle substance, mais aussi des fonctions dépendant des forces moléculaires; l'absorption de l'eau par les racines est influencée par la température et dans certaines plantes (tabac et courge) elle cesse au-dessous de 5° C. ou du moins devient insuffisante. La transpiration est également soumise à la température, et lorsque par l'abaissement de celle-ci elle a été réduite à un degré insuffisant, au retour de la chaleur elle peut acquérir des proportions qui mettent la plante en danger. L'effet de la température sur les mouvements de beaucoup de feuilles (mimosa) et sur les courants de protoplasma est encore plus frappant; on ne sait pas si ces phénomènes sont soumis aux mêmes limites de température que l'assimilation, la croissance des cellules, etc.

<sup>1</sup> *Chemie und Physiologie d. Pfl.* 1858, p. 145.

La conclusion de tous ces raisonnements est qu'une plante n'a pas une limite supérieure et une inférieure de température, mais que chaque fonction a des rapports particuliers avec la chaleur<sup>1</sup>. Une plante ne pourra donc parcourir tout le cycle de son développement que quand la température ambiante sera toujours de plusieurs degrés supérieure à la limite la plus basse et de plusieurs degrés inférieure à la limite la plus élevée assignée aux différentes fonctions. Il y a probablement pour chaque plante un certain degré intermédiaire entre les limites qui est particulièrement favorable à l'accomplissement de toutes ses fonctions.

Lorsque, ainsi que le fait est prouvé, des plantes croissent sous la neige, la température de leur sève doit descendre à peu près à 0°. Du Hamel<sup>2</sup> dit : « Les petits hellébore noirs, les *Ornithogalum*, les pervenches, les hépatiques, les pâquerettes se disposent à fleurir, sous la neige. » Lortet<sup>3</sup> affirme positivement que la *Soldanella alpina* fleurit sous la neige et la fond tout autour d'elle. Ces deux cas ne regardent que la croissance aux dépens de principes élaborés; il n'est pas question d'assimilation sous la neige. D'après Hochstetter<sup>4</sup>, le *Protococcus nivalis*, le *Gigas sanguineus*, le *Disceræa nivalis*, algues auxquelles est due la neige rouge, se trouvent toujours quelques lignes au-dessous de la surface gelée; est-il bien sûr que dans cette position elles croissent, se multiplient et augmentent en volume? Bernstein<sup>5</sup> affirme qu'un champignon, le *Microstoma hiemale*, croît sur la terre glacée.

Les données sur la végétation à de très-hautes températures sont abondantes, mais beaucoup sont si peu positives qu'elles n'ont pas d'utilité scientifique<sup>6</sup>. D'après Ehrenberg, des algues vertes et brunes, des *Eunotia* et des *Oscillatoria* se trouvent dans les sources chaudes d'Ischia (+ 81-85° C.); Lauder-Lindsay a vu des conferves dans les sources de Laugarness en Islande, qui sont assez chaudes pour cuire un œuf en quatre ou cinq minutes. Dans l'eau de Carlsbad, Cohn regarde 54-44° C. comme la limite supérieure de la végétation du *Leptothrix lamellosa*, et 44-31° C. comme celle des *Oscillatoriées* et *Mastichocladées*. En général, de l'eau au-dessus de 40° C. ne renferme plus de végétaux.

J'ai cherché à déterminer, en m'entourant de toutes les garanties possibles, la limite supérieure et inférieure de germination de quelques monocotylédones et dicotylédones<sup>7</sup>; j'ai trouvé le minimum pour l'orge et le

<sup>1</sup> C'est du moins le cas le plus vraisemblable à admettre jusqu'à ce que l'observation ait montré si les limites de température de différentes fonctions coïncident.

<sup>2</sup> Physique des arbres, II, 279.

<sup>3</sup> Bot. Zeitg. 1852, p. 648.

<sup>4</sup> Neuseeland, p. 342.

<sup>5</sup> Verh. der Leopoldina, 15, Bd. II, 650.

<sup>6</sup> Résumé bibliographique dans mon mémoire: « Ueber die obere Temperaturgrenze des Weizens. » Flora, 1864, n° 1.

<sup>7</sup> Sachs, « Physiol. Unters. über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. » Jahrb. für Wiss. Botanik, II, 365. (Les degrés donnés en R. ont été ici transformés en C.)

blé à 5° C. (un peu plus bas peut-être d'après des observations récentes d'un de mes élèves), pour le *Phaseolus multiflorus*, le *Zea Maïs* 9,4° C., *Cucurbita Pepo* 13,7° C. Pour le *Trifolium pratense*, *Medicago sativa*, *Ervum lens*, *Raphanus sativus*, *Brassica Napus* et *Rapa*, le minimum est sensiblement au-dessous de 5° C., pour le *Trapaeolum majus* et l'*Helianthus annuus* au-dessus de 6° C. Ces chiffres n'ont de valeur que pour le développement des premières parties du germe, aux dépens des principes élaborés contenus dans la graine; lorsque ceux-ci sont épuisés, la plante a vraisemblablement besoin d'un degré de température plus élevé pour assimiler sous l'influence de la lumière. Pour le *Zea Maïs*, le *Mimosa pudica*, l'assimilation ne paraît commencer qu'au-dessus de 15° C., puisque au-dessous de cette température, ces plantes cessent de se développer après l'épuisement des matières contenues dans la graine; le moyen le plus direct pour faire ces recherches serait de déterminer l'augmentation de poids à différentes températures.

Les limites supérieures de température permettant la germination que j'ai observées, sont les suivantes: *Zea Maïs*, *Phaseolus multiflorus*, *Cucurbita Pepo*, germèrent en quarante-huit heures, la température moyenne du sol étant + 42° C. avec, pendant quelques heures, un maximum de 46,2° C.; du blé germa par une température moyenne de 38,2° C., maximum: 43° C.; Orge, maximum 36-37° C.; des pois germèrent encore à 38,2° C. avec un maximum momentané de 42,5° C. Je ne sais si à une chaleur aussi forte ces plantes assimilent encore et remplissent leurs autres fonctions. (J'ai indiqué dans mon travail les précautions à prendre pour la détermination des températures limites de germination; on est conduit à de graves erreurs lorsqu'on cherche à les tirer des températures moyennes calculées d'après les oscillations souvent considérables en plein air.)

La température inférieure à laquelle la *chlorophylle* du *Phaseolus multiflorus* et du *Zea Maïs* a encore verdi à la lumière est au-dessus de + 6° C. et au-dessous de + 15° C.; pour le *Brassica Napus* et *Sinapis alba*, elle est au-dessus de + 6° C.; pour le *Pinus Pinea* et *canadensis* entre + 11° C. et + 7° C. La température supérieure du verdissement est pour le *Phaseolus multiflorus* et le *Zea Maïs* au-dessus de 33° C.; pour l'*Allium Cepa* au-dessus de 36° C., pour le *Cucurbita Pepo* au-dessus de 33° C.<sup>1</sup>

L'élimination de l'oxygène dans les organes verts sous l'influence de la lumière commence, suivant Cloëz et Gratiolet<sup>2</sup>, pour le *Potamogeton* lorsque la température de l'eau dépasse 15° C. et lorsque la chaleur diminue graduellement, elle cesse au-dessous de 10°. La limite doit être beaucoup plus bas pour les mousses et les lichens qui végètent en hiver, au printemps, en automne. J'ai observé un dégagement de bulles gazeuses abondant dans la *Vallisneria spiralis*, l'eau ayant une température de 17,5 C. à la lumière diffuse; à 8° les bulles étaient plus rares, et à + 5° C. elles avaient tout à fait cessé.

La mobilité des feuilles de *Mimosa*<sup>3</sup> dans l'état phototonique cesse

<sup>1</sup> Sachs, « Ueber den Einfluss der Temperatur auf das Ergrünen der Blätter. » *Flora*, 1864, n° 92.

<sup>2</sup> *Flora*, 1851, p. 750.

<sup>3</sup> Sachs, « Die vorübergehenden Stäre Zustände u. s. w. *Flora*, 1863, p. 451.



lorsque la température est pendant un certain temps au-dessous de  $+15^{\circ}$  C. (rigidité causée par le froid) ; dans l'*Hedysarum gyrans*, les oscillations périodiques des folioles latérales commencent, suivant Kobsch, lorsque la température de l'air dépasse  $22^{\circ}$  C. Dans le cas précédent, lorsque le thermomètre remonte, la mobilité revient. La limite supérieure de sensibilité des feuilles de *Mimosa* dépend de la durée de l'expérience ; elles deviennent immobiles dans de l'air à  $40^{\circ}$  C. en une heure, à  $45^{\circ}$  C. en une demi-heure, à  $49-50^{\circ}$  C. en quelques minutes ; lorsque la température diminue, les feuilles recouvrent leurs propriétés ; mais une chaleur de  $52^{\circ}$  C. enlève la mobilité pour toujours et amène finalement la mort. J'ai désigné ces états particuliers sous le nom de « *Rigidité momentanée due au froid ou à la chaleur* » (vorübergehende Kältestarre und Wärmestarre). L'état de mobilité entre les limites extrêmes pourra être appelé « *Thermotone*. »

Les courants de *Protoplasma*<sup>1</sup> ne s'arrêtent, suivant Nægeli, dans la *Nitella syncarpa* que lorsque l'eau est à  $0^{\circ}$  ; dans les poils de *Cucurbita Pepo*, d'après mes propres observations, les courants s'arrêtent, quand la température de l'air tombe au-dessous de  $10-11^{\circ}$  C. ; dans de l'eau à  $46-47^{\circ}$  C., ils cessent au bout de deux minutes ; à  $47-48^{\circ}$  C. au bout d'une minute, pour reparaitre lorsque la température baisse. Après un séjour de dix minutes dans de l'air chauffé de  $49$  à  $50^{\circ}$  C., le protoplasma se meut encore dans les poils de *Cucurbita Pepo* et de *Solanum Lycopersicum* ; les courants dans les poils des étamines de *Tradescantia* s'arrêtent en trois minutes dans de l'air à  $49^{\circ}$ , et reparaisent quand la chaleur diminue. Ces chiffres ne sont destinés qu'à montrer que les phénomènes moléculaires d'où dépendent les mouvements du protoplasma, sont également compris dans des limites fixes de température. Je m'étendrai davantage sur ce sujet dans un paragraphe spécial. — L'absorption de l'eau par les racines dépend aussi de la température, et lorsque celle-ci est trop basse, les pertes causées par la transpiration des feuilles ne sont plus couvertes. Ainsi, j'ai remarqué que les racines de courge et de tabac<sup>2</sup> ne tirent plus assez d'eau d'un sol de  $+3$  à  $+5^{\circ}$  C. pour couvrir les pertes de la transpiration ; lorsque le sol se fut échauffé jusqu'à  $12-18^{\circ}$  C., l'équilibre se rétablit. Les racines de *Brassica Napus* et *oleracea* semblent, d'un autre côté, tirer d'un sol à  $0^{\circ}$  assez d'eau pour contre-balancer l'effet d'une transpiration moyenne.

### c. Des dommages soufferts par les plantes lorsque la température dépasse les limites indiquées.

§ 22. Lorsque par une température suffisamment basse, les fonctions vitales d'une plante sont suspendues, il ne s'ensuit pas nécessairement que celle-ci soit atteinte d'une manière permanente ; elle peut persister assez longtemps dans cet état d'inaction et

<sup>1</sup> J. Sachs, « Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. » *Flora*, 1864, n<sup>o</sup> 3 et 5.

<sup>2</sup> *Bot. Zeitg.* 1860, p. 124.

recommencer ses mouvements intérieurs lorsque la température est plus favorable ; à moins que pendant ce temps, des circonstances secondaires, auxquelles elle est naturellement alors peu en état de résister, ne soient venues occasionner des dommages qui peuvent entraîner la mort. Pour causer une injure immédiate, la température doit descendre d'un nombre souvent considérable de degrés au-dessous de la limite ; et même dans ce cas, ce n'est que par une réunion de circonstances particulières que l'organisme est sérieusement endommagé.

Les choses se passent un peu différemment dans le voisinage de la limite supérieure. La rigidité momentanée des feuilles sensibles, l'arrêt des mouvements du protoplasma, causés par une température de  $+ 45^{\circ}$  à  $50^{\circ}$  C. montrent qu'aussi dans ce cas, les fonctions peuvent n'être que suspendues ; mais les observations prouvent que chaque pas fait au-dessus de ce degré-là amène la mort ; il semble que la chaleur augmente l'intensité des mouvements des molécules, tellement que les forces qui les unissent sont vaincues et l'équilibre détruit.

§ 23. *Gel.* De nombreuses plantes, surtout dans la zone tempérée et froide, dont la limite inférieure de germination et de végétation est de plusieurs degrés au-dessus de  $0^{\circ}$ , peuvent geler assez pour que leur sève ne forme plus qu'un bloc de glace, sans qu'après le dégel elles semblent avoir souffert le moins du monde ; dès que la température leur est favorable, elles recommencent à croître comme si de rien n'était. Mais les mêmes plantes peuvent, après le dégel de leur sève, avoir souffert des modifications assez profondes pour tuer certains organes ou le végétal entier. Une des causes qui agit avec le plus d'énergie sur ces résultats en apparence contradictoires, est la rapidité du dégel ; si la sève passe lentement de l'état solide à l'état liquide, le dommage peut être nul ; mais un dégel trop rapide amène dans l'arrangement moléculaire des cellules un ébranlement qui équivaut à une destruction. Le résultat sera plus ou moins décisif, suivant l'espèce de la plante, suivant le degré de développement de l'organe atteint et suivant la quantité d'eau qu'il contenait. D'un autre côté, beaucoup de plantes meurent toujours lorsque leur sève se transforme en glace ou même s'abaisse à quelques degrés au-dessus de  $0^{\circ}$ . Beaucoup de mousses, au contraire, des lichens, des champignons (?) paraissent supporter sans inconvénient, non-seulement de fortes gelées, mais encore un passage rapide de leur sève de l'état solide à l'état liquide. Des organes

particuliers, renfermant très-peu d'eau, et destinés par la nature à résister à l'hiver, sont insensibles au gel et au dégel de leur sève, même dans des plantes très-déliçates. Par exemple beaucoup de graines, les bourgeons hivernants des arbres et des arbustes, l'écorce encore vivante de leurs jeunes rameaux, etc.

L'idée autrefois généralement admise, bien qu'elle ne fût pas fondée sur des observations, que la sève, en se gelant, déchire les cellules (un peu comme l'eau fait sauter les vases qui la contiennent) et cause ainsi la mort de la plante, est rendue improbable par l'élasticité des membranes. Elle est de plus contredite par le fait positif que certaines plantes peuvent dans tel cas geler complètement sans en souffrir, tandis que dans tel autre, elles périssent après le dégel. Dans les deux cas, la sève a, en se gelant, également augmenté de volume : pourquoi donc n'aurait-elle pas *toujours* déchiré les cellules ? Les expériences prouvent que la différence tient uniquement à la manière dont s'est opéré le dégel. Des cellules qui ont souffert de la gelée, offrent encore certains phénomènes d'endosmose, ce qui n'arriverait pas si elles étaient déchirées. Les cellules gelées (dans le sens vulgaire du mot, c'est-à-dire tuées par gel et dégel successifs), se distinguent avant tout par des modifications profondes dans le protoplasma et dans les qualités endosmotiques, celles qui renferment des liquides perdent la faculté de se gonfler, c'est-à-dire que les parties constituantes (membranes et protoplasma) ne résistent plus à l'effort de la sève et laissent suinter bien que la pression soit très-faible ; les espaces intercellulaires se remplissent ainsi, les tissus deviennent plus perméables et laissent la sève s'écouler facilement au dehors : les cellules, partiellement vidées, deviennent molles et l'organe gelé perd sa turgescence. Le mélange des différentes sèves, la pénétration de l'air opèrent une désorganisation rapide accompagnée de changements de couleur ; les parois des cellules qui ne sont plus résistantes, n'opposent aucun obstacle à l'évaporation, et les tissus gelés sont bientôt desséchés <sup>1</sup>.

Les observations faites sur des plantes qui ont été gelées au-dessus de 0° ne sont pas positives : il faudrait être sûr que, tandis que l'atmosphère se maintenait entre + 1° et + 5° C., le rayonnement n'a pas fait descendre la température intérieure de la plante jusqu'au-dessous de 0° ; les observations devraient, en outre, être toujours faites avec des thermomètres à minimum ; avec des instruments ordinaires, on ne peut jamais être parfaitement sûr que, dans l'intervalle des lectures, la température de l'air ne s'est pas

<sup>1</sup> Göppert, Wärmeentwick. p. 12. — H. v. Mohl, Bot. Zeitg. 1847, p. 321. — Nägeli, Bot. Mittheilungen, Sitzungsber. der k. baier. Acad. Munich, p. 28.

subitement abaissée. D'après Bierkander<sup>1</sup>, le *Cucumis sativus* et *Melo*, *Cucurbita Pepo*, *Impatiens Balsamina*, *Mirabilis longiflora*, *Ocymum basilicum*, *Portulacca oleracea*, *Solanum tuberosum* gèlent déjà entre + 2° et + 1° C. Göppert<sup>2</sup> plaça des plantes tropicales de structure diverse dans un lieu abrité du vent où, du 9 au 14 décembre, la température se maintint constamment entre + 1° et + 3° C.; le 10 décembre, au matin, les feuilles de l'*Heliotropium peruvianum*, du *Gloxinia maculata*, etc. étaient déjà marquées de taches noires; peu à peu elles s'enroulèrent sur elles-mêmes et tombèrent deux jours après. Les taches ne furent visibles sur les feuilles plus résistantes de *Bixa Orellana*, *Cassia emarginata*, *Coffea arabica*, etc. que le 11 et le 12 décembre: sur celles de *Ficus nitida*, *Borrassus flabelliformis*, le 14 seulement et à un degré très-faible: le *Polypodium aureum* et six espèces de *Cactus* ne souffrirent pas du tout. L'hypothèse du refroidissement par rayonnement semble être mise de côté par les expériences d'Hardy<sup>3</sup>, qui essaya sans succès d'abriter les plantes: 56 espèces tropicales, la plupart des individus âgés d'un an, furent mises en plein air: à + 5° (C. ?) périrent déjà l'*Hymenæa curbaril*, *Bauhinia anatomica*, *Desmodium umbellatum*, etc.; à + 3°, *Acacia stipularis*, *Bixa orellana*, *Bombax malabarica*, etc.; à + 1°, *Tamarindus indica*, *Acacia nilotica*, *Sapindus saponaria*, etc.

*Mort causée par la transformation de la sève en glace et sa fusion subéquenté*<sup>4</sup>. L'augmentation de volume de l'eau qui devient glace exige que la surface de la membrane cellulaire s'agrandisse de  $\frac{1}{17}$ , ce qu'elle peut parfaitement faire, surtout si, comme c'est souvent le cas, les cellules ne contiennent pas avant le gel leur maximum de sève<sup>5</sup>.

Nægeli remarque, avec beaucoup de justesse, que la non-existence de déchirures dans les membranes est prouvée par les propriétés endosmotiques des cellules gelées, mais non point par le fait qu'on ne les a jamais vues; il a observé sur des cellules gelées de *Spirogyra orthospira* que l'utricule primordial était contracté; son contenu n'offrait plus d'arrangement régulier; les cellules avaient perdu leur turgescence, une partie de la sève s'étant échappée. Dans la glycérine, elles furent complètement vidées par exosmose, ce qui n'aurait pas pu avoir lieu s'il y avait eu des fentes. Mais la preuve la plus positive contre l'ancienne théorie du déchirement des cellules est bien certainement dans le fait que la même plante peut tel jour geler et dégeler sans être endommagée, tandis qu'une autre fois, dans des circonstances analogues, un dégel plus rapide amènera la mort. Si la congélation déchirait les cellules, il est évident que tout organe une fois gelé serait toujours irrévocablement perdu. Dans les pays très-froids, comme la Sibérie, la Scandinavie, le Grönland, le Labrador, etc., la sève de toutes les plantes vivaces est gelée pendant plusieurs

<sup>1</sup> Göppert, *Wärmeentwick.* p. 124.

<sup>2</sup> L. c., p. 42.

<sup>3</sup> *Bot. Zeitg.* 1854, p. 202.

<sup>4</sup> J'ai donné un exposé complet des faits, accompagné de critique bibliographique dans le journal: *Die landwirthschaftlichen Versuchstationen*, II, 167.

<sup>5</sup> Nægeli, *Sitzungsberichte der k. baier. Acad. der Wiss. zu München*, 1861 (*Bot. Mittheil.* p. 59).

mois; si l'ancienne théorie était exacte, toutes leurs cellules seraient régulièrement déchirées et aucune ne passerait l'hiver. Même dans nos climats, on voit bien souvent dans l'arrière-automne, après des nuits très-froides, des plantes complètement gelées, cassantes comme du verre, qui, après le dégel, continuent à vivre sans difficulté (exemple : *Brassica oleacea* et *Napus*, *Dipsacus Fullonum*, *Mercurialis annua*, etc.)

Schübler et Göppert ont fait des observations semblables<sup>1</sup>. Charpentier<sup>2</sup> cite des plantes de *Trifolium alpinum* et *caespitosum*, de *Geum montanum* et *Cerastium latifolium*, qui, après avoir été quatre ans couvertes par un glacier, continuèrent à vivre lorsque celui-ci se fut retiré. Leconte a montré et fort bien expliqué comment des tiges de rosier, de *Pinus tæda* et d'*Ailanthus* peuvent être gelées pendant plusieurs heures à — 8° C. — 11° C. et — 16° C. et continuer à vivre après le dégel<sup>3</sup>.

Du Hamel<sup>4</sup> savait déjà qu'un dégel trop rapide fait du mal aux plantes. Son traducteur allemand, Schöllnbach, raconte à ce sujet (p. 277, II de la traduction) qu'il a l'habitude de mettre dans l'eau froide les plantes qui ont gelé dans les nuits du printemps; celle-ci les recouvre d'une mince couche de glace; le dégel intérieur est, par ce moyen, fort ralenti et la plante sauvée<sup>5</sup>. Pour préserver des raves, des têtes de choux, etc. qui ont été fortement gelées, on les jette dans de l'eau aussi froide que possible ou on les met en tas, de manière que la masse rende le dégel plus lent. Les racines et autres parties souterraines des plantes qui gèlent et dégèlent en même temps que le sol souffrent rarement; mais si on les déterre pendant qu'elles sont gelées et qu'on les transporte dans une atmosphère chaude, leurs tissus se désorganisent. Les plantes qui, pendant les premières nuits froides de l'automne, se recouvrent d'une épaisse couche de blanche gelée ne risquent pas de souffrir, parce que cette croûte extérieure ralentit le dégel des cellules. Mes expériences<sup>6</sup> sur des racines de betteraves, sur des feuilles de la même plante, sur des courges, des raves, des choux, des haricots, des fèves m'ont conduit aux résultats suivants : Des morceaux gelés à une température de — 4 à — 6° C. subissent les désorganisations déjà décrites, lorsqu'on les place dans une atmosphère à + 2 ou 3° C. ou dans de l'eau à + 6 à 10° C.; mais si on les met dans de l'eau à 0°, ils se couvrent d'une mince couche de glace; si ensuite le dégel a lieu dans une atmosphère entre 0° et + 3° C., les tissus ne souffrent pas et reprennent toutes leurs propriétés; j'ai réussi, de cette façon, à préserver des feuilles gelées de tabac, qui sont cependant fort délicates. Pour les courges et les betteraves, l'expérience réussit surtout bien lorsqu'on en place les morceaux dans une masse d'eau un peu considérable qu'on fait geler en un bloc, puis fondre lentement. Si, sur des plantes en plein air (tabac, *Vicia faba*), on touche avec le doigt, qui est chaud, les feuilles gelées, les parties qu'on a touchées se désorganisent, tandis que le reste

<sup>1</sup> Wärmeentw. p. 153 et suiv.

<sup>2</sup> Bot. Zeitg. 1843, p. 13.

<sup>3</sup> Bibliot. univ. de Genève, 1852.

<sup>4</sup> Physique des arbres, II, 351.

<sup>5</sup> Voyez aussi les données de Thouin, citées par Göppert: Wärmeentw. p. 229.

<sup>6</sup> J. Sachs, « Kristallbildungen bei dem Gefrieren, und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzenzellen. » Ber. der k. sächs. Ac. der Wiss. 1860.

de la feuille, qui se dégèle lentement à l'air froid, ne souffre pas. — Les modifications causées dans les cellules par le gel sont d'abord, la mort du protoplasma<sup>1</sup>, de telle sorte que l'utricule primordial ne s'oppose plus à l'entrée et à la sortie (par diosmose) de certaines substances; l'utricule vivant ne laisse rien passer des matières colorantes de la sève de la cellule, pas plus qu'il n'en laisse pénétrer de l'extérieur; le protoplasma vivant n'absorbe surtout à aucun degré les matières colorantes<sup>2</sup>, propriété sur laquelle je reviendrai plus tard. Les observations que j'ai faites en comparant les tissus frais et gelés, ont toujours confirmé ces faits. Mais il n'est pas encore prouvé que les membranes celluloses n'éprouvent aucun changement; elles subissent peut-être des modifications dans leur structure moléculaire, que nos moyens d'observation trop grossiers ne nous permettent pas d'apercevoir. Dans le travail déjà cité<sup>3</sup>, j'ai montré que les cellules à parois minces des faisceaux fibro-vasculaires de la courge renferment une sève fortement alcaline qui ne se mélange pas par diffusion avec la sève acide du parenchyme; mais après le gel le mélange a lieu, et la réaction alcaline cède la place à la réaction acide, qui est la plus forte. Si l'on place des morceaux de betterave à sève rouge, après avoir lavé les surfaces de section dans de l'eau de 0° à + 25° C., la matière colorante ne sort pas du tout; au bout de deux à trois jours, l'eau est encore parfaitement limpide; mais si des morceaux gelés sont mis dans de l'eau à 10° C. et au-dessus, les tissus sont désorganisés, la sève rouge s'échappe rapidement et se répand dans l'eau en nuages épais. Si on laisse des morceaux frais de betteraves ou de choux-raves, dans l'eau jusqu'à ce qu'ils en aient absorbé autant que possible, et que les cellules soient bien turgescentes, puis qu'après les avoir fait geler on les pèse; si ensuite on les fait dégeler dans de l'eau à + 30° C., un nouveau pesage montrera qu'ils ont sensiblement diminué de poids: une partie de la sève s'est échappée à travers les parois des cellules qui ont perdu leur pouvoir de résistance. L'effet du gel est donc de diminuer cette propriété des membranes cellulaires qu'on peut désigner sous le nom de « résistance de filtration. » On s'explique ainsi facilement la mollesse des tissus gelés, la présence de la sève dans les espaces intercellulaires et la facilité avec laquelle la moindre pression la fait couler au dehors (pommes de terre, raves, diverses feuilles, etc.). Ce phénomène doit probablement être expliqué par un agrandissement des pores invisibles des membranes. — J'ai fait sur la diffusion des sels les mêmes observations que sur celle des matières colorantes: les cellules gelées absorbent dans une solution beaucoup plus de sel de cuisine que les vivantes. L'expérience suivante montre très-bien la perméabilité des parois pour toutes les substances dissoutes: dans de l'acide sulfurique pourpre je plaçai des morceaux aussi semblables que possible de rave blanche, fraîche et gelée; au bout de vingt-quatre heures, la couleur avait pénétré profondément dans les tissus gelés, pas ou presque pas dans les frais.

On peut trouver la clef de la désorganisation des cellules sous l'in-

<sup>1</sup> Voir Nägeli, l. c.

<sup>2</sup> Nägeli, Pflanzen, Physiologische Untersuchungen, I, 5-7.

<sup>3</sup> Voyez aussi: « Ueber saure, alcalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen. » Bot. Zeitg. 1862, p. 257.

fluence de la gelée dans les modifications que présentent dans les mêmes circonstances des morceaux de colle d'amidon ou de blanc d'œuf. La colle d'amidon n'est plus après le dégel qu'une masse poreuse, spongieuse, d'où l'on peut exprimer l'eau avec la plus grande facilité. Le blanc d'œuf coagulé par la chaleur offre l'apparence d'une masse sèche assez résistante : sous l'influence du gel et du dégel, il se transforme également en une substance spongieuse d'où l'eau s'échappe aisément ; si le dégel a lieu sur un filtre, l'eau s'écoulera d'elle-même à travers le papier.

Je fis sortir ainsi de l'albumine de deux œufs, avec la main seulement, deux cent. cubes d'un liquide qui ne se coagule plus par la chaleur. Évidemment, dans la colle d'amidon comme dans le blanc d'œuf, les molécules solides sont combinées, d'après de certaines lois, avec les molécules liquides, et leurs affinités respectives sont en parfait équilibre. Sous l'influence du gel et du dégel, l'équilibre est détruit ; les atomes solides s'attirent plus fortement entre eux et forment un réseau uniquement composé d'amidon ou d'albumine, dont les mailles contiennent l'eau éliminée. Rien ne nous empêche d'appliquer ce raisonnement aux cellules : la membrane se compose de cellulose et d'eau, dont les molécules sont maintenues dans un état d'équilibre particulier ; sous l'influence du gel et du dégel, les molécules de cellulose s'attirent plus fortement entre elles, et l'eau qui était combinée avec elles devient libre ; nous avons donc ici encore une fois un réseau dont les mailles, bien qu'invisibles, sont assez grosses pour n'opposer que peu de résistance à la sortie de l'eau ; le même raisonnement s'applique aussi au protoplasma. On peut dire que, sous l'influence du gel, les molécules de cellulose et de protoplasma perdent leur attraction pour l'eau et se séparent d'elle, comme dans une solution un sel se sépare de la glace. L'arrangement moléculaire régulier est ainsi détruit, puisque l'eau qui s'écoule après le gel concourait auparavant à l'organisation intérieure de la cellulose et du protoplasma ; la membrane ainsi désorganisée a perdu sa densité et la sève, renfermée à l'intérieur, commence à s'échapper. On peut se représenter la cellule comme une vessie de colle d'amidon doublée à l'intérieur d'une couche d'albumine coagulée et complètement remplie d'eau. Après le dégel, soit la couche d'amidon, soit celle d'albumine, deviennent poreuses, spongieuses et perdent une partie de leur eau de constitution ; alors le liquide renfermé à l'intérieur, commence à couler à travers les membranes comme à travers un filtre. On peut également, d'après cette théorie, expliquer facilement le fait que les cellules gelées meurent ou ne meurent pas, suivant la rapidité du dégel. Au moment du gel, les atomes d'eau se séparent des atomes de substance sous l'influence de forces de cristallisation qui les groupent d'une certaine manière. Si le dégel n'est pas trop rapide, on peut penser que les mouvements moléculaires sont assez lents pour que les anciennes forces recommencent à agir ; les molécules d'eau et de substance reprennent leur position première ; mais si la fusion des cristaux est très-rapide, les mouvements moléculaires sont trop violents pour permettre à l'ancien arrangement de reparaitre.

La coïncidence parfaite de cette théorie avec ce qui se passe dans les plantes ne sera prouvée que par des recherches approfondies sur des cellules considérées avant et après le gel ; les observations directes man-

quent jusqu'à présent ; je ne connais que celles que j'ai citées plus haut. Kühne<sup>1</sup> a examiné dans les poils staminaux de *Tradescantia virginica*, les changements de forme du protoplasma, mais non les modifications de ses propriétés physiques (diomose). Dans des poils gelés dans une goutte d'eau sur le porte-objet, le protoplasma était, après le dégel, désorganisé, disposé en petites masses coagulées, qui absorbaient rapidement le principe colorant violet de la sève, et ne montraient aucune propension à former de nouveau un réseau de protoplasma en mouvement. D'autres poils maintenus pendant cinq minutes dans une atmosphère à — 14° C. offraient des apparences semblables ; le réseau de protoplasma était détruit et celui-ci disposé en gouttelettes et en petites masses séparées. Quelques secondes après, à la température de la chambre, elles se mirent en mouvement, imitant en plus rapide les changements de forme des amœbas ; finalement elles se réunirent toutes ensemble, et plus tard le réseau de protoplasma se reforma. Kühne ne put pas distinguer si la dispersion du protoplasma avait eu lieu sous l'influence du gel ou du dégel. Le protoplasma nu des Myxomycètes (*Aethalium*, *Didymium*, *Serpula*) conserve sa forme pendant le gel, mais tombe en pourriture après le dégel<sup>2</sup>.

Tant pour la théorie que pour les conséquences pratiques, il est important de se rappeler que le danger de mort par gel et dégel est d'autant plus grand que les organes de la plante contiennent plus d'eau. Déjà de Candolle disait<sup>3</sup> : « La faculté de chaque plante et de chaque partie de plante pour résister aux extrêmes de la température est en raison inverse de l'eau qu'elle contient. »

Des graines desséchées à l'air semblent insensibles à tout degré de froid, comme aussi aux variations brusques de température autour de 0° ; mais lorsqu'elles sont pleines d'eau, elles sont tuées par le dégel succédant à un froid même très-faible<sup>4</sup> ; cette sensibilité paraît atteindre son point culminant quand la germination commence. Il en est de même pour les bourgeons hivernants des arbres, qui résistent aux froids les plus violents de l'hiver, mais qui, dès qu'ils ont commencé à se développer, sont fatalement atteints par les gelées du printemps. Quelquefois les feuilles très-jeunes résistent mieux que celles qui sont tout à fait développées, mais les plus vieilles sont encore plus robustes. Le tissu délicat et aqueux des racines gèle plus facilement que les parties aériennes lorsqu'il n'est plus protégé par le sol ; suivant H. v. Mohl<sup>5</sup>, les racines de hêtre, de frêne, de chêne, appartenant à de jeunes arbres arrachés, gèlent dans une atmosphère de — 11° à — 13° R. ; celles de cerisier et de pommier, dans une atmosphère à — 5° R., tandis que les parties aériennes souffrent très-rarement du froid. Les tissus herbacés gèlent plus facilement ; la lignification agit toujours comme un préservatif. Les plantes supportent donc plus facilement un hiver rigoureux après un été chaud et sec qui a favorisé la formation du bois<sup>6</sup>. La résistance énergétique que les mousses et les lichens,

<sup>1</sup> W. Kühne, *Untersuch. über das Protoplasma*, 1864, p. 101.

<sup>2</sup> Kühne, l. c. p. 88.

<sup>3</sup> *Physiologie*, III, 1103.

<sup>4</sup> Göppert, l. c. p. 51 et 45.

<sup>5</sup> *Bot. Zeitg.* 1862, p. 32 et suiv.

<sup>6</sup> Détails très-intéressants sur ce sujet d'H. v. Mohl, *Bot. Zeitg.* 1848, p. 6.



végétant en automne, en hiver et au printemps, opposent au froid, dépend de propriétés inconnues de leurs tissus; suivant E. Fries<sup>1</sup>, les champignons coriaces (*Lencites*, *Polypori*, *Dædaleæ*, etc.), charnus (*Agaricus velutinus*, *salignus*, *serotinus*) et même gélatineux (*Tremellinées*) sont en état de supporter les hivers d'Upsala; on les trouve encore parfaitement frais en janvier et février. Des champignons qui, au commencement de l'hiver, n'ont pas encore parcouru toutes les phases de leur développement (*Corticium*, quelques *Discomycètes*), ne souffrent nullement du froid; enfin, Fries a vu des *Pyrenomycètes* fructifier aux premiers dégels du printemps.

On n'a pas encore pu expliquer pourquoi certaines plantes, qui supportent sans inconvénient une température de  $-10^{\circ}$  C., par laquelle leur sève est complètement gelée, sont tuées plus tard par un froid plus vif; la sève étant dans les deux cas complètement transformée en glace, il semble que l'effet devrait être le même<sup>2</sup>. On ne comprend pas non plus pourquoi quelques plantes, après avoir supporté un certain nombre de gels et de dégels sans inconvénient, finissent par succomber aux atteintes répétées du froid; on peut souvent observer ce fait sur des plantes sauvages en automne, et Göppert l'a démontré expérimentalement sur le *Lamium purpureum*, l'*Alsine media*, le *Poa annua*, etc.<sup>3</sup>.

Des dommages d'un autre ordre que ceux dont il a été question ici, peuvent être causés par le froid: par exemple, dessèchement des rameaux gelés, contractions et dilatations inégales des couches intérieures et extérieures de la tige (crevasses, chute de l'écorce), etc. Je ne m'étendrai pas davantage sur ces phénomènes qui ne soulèvent aucun problème physiologique intéressant<sup>4</sup>.

Les contractions qu'éprouvent les parties herbacées sous l'influence du gel, et dont l'effet se fait souvent sentir après le dégel, s'expliquent par la séparation de molécules d'eau des molécules de cellulose et de protoplasma; l'état de dilatation des tissus, qui a une grande influence sur le volume extérieur, est ainsi modifié; après le dégel, les organes sont encore mous et en partie vides. Ces contractions ne sont pas aussi considérables qu'Hoffmann le suppose ( $\frac{1}{3}$  du volume). D'après mes mesures, les pétioles se raccourcissent de 1-3 % de leur longueur primitive<sup>5</sup>.

§ 24. *Influence d'une température trop élevée.* A mesure que la température s'élève dans l'intérieur d'une plante, les vibrations correspondantes des éléments deviennent toujours plus actives; finalement, à un certain degré, ces mouvements intérieurs acquièrent une énergie suffisante pour arracher les molécules à leur

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. XII, 5.

<sup>2</sup> Göppert, l. c., p. 131.

<sup>3</sup> Göppert, l. c., p. 62.

<sup>4</sup> Voyez: Göppert, l. c., p. 59; Hales, *Statical Essays*, I, 369; Du Hamel, *Phys. des arbres*, II, 343; Senneber, *Physiologie végétale*, III, ch. VIII; P. de Candolle, *Physiol. végét.* III, 1414 et suiv.

<sup>5</sup> J. Sachs, *Krystallbildungen beim Erfrieren*, etc. *Ber. der K. Sächs. Ges. der Wiss.* 1860, p. 19.

position normale dans l'organisme et détruire ainsi la structure moléculaire de la cellulose, du protoplasma, du nucléus, etc.; en même temps, de nouvelles combinaisons chimiques peuvent se faire jour, qui ne sont pas compatibles avec l'état de vie des cellules. Il s'agit maintenant d'étudier de plus près la nature de ces phénomènes et de déterminer le degré de température auquel ils commencent à se manifester. Naturellement, nous laissons de côté les conséquences secondaires d'une température élevée, qui peuvent également endommager et tuer les cellules, comme, par exemple, l'évaporation excessive dans les organes succulents si l'atmosphère est chaude et sèche. De même que des variations trop brusques aux environs du point de congélation semblent jouer un rôle fort important dans les effets du froid, de même aussi des changements rapides près de la limite supérieure ont une influence fatale, tandis que la température constante à un degré choisi dans l'amplitude de ces variations demeure peut-être sans effet. Ce dernier point n'est pas confirmé, car dans toutes les expériences faites jusqu'à présent, les variations ont été très-considérables, et il est impossible de dire positivement si tel ou tel effet est dû à un certain degré de température ou à des changements trop brusques; ce sera donc uniquement pour simplifier, que dans la suite j'indiquerai un certain degré comme étant la cause de tel ou tel phénomène, sans parler des variations de peut-être 20 à 30° C., qui l'ont accompagné.

Les expériences faites sur des plantes terrestres ou aquatiques appartenant à toutes les divisions du règne végétal montrent qu'un séjour de dix à trente minutes dans de l'air à 51° C. environ, tue les feuilles et les entre-nœuds herbacés, tandis qu'un bain de dix minutes dans de l'eau de 45 à 46° C. tue la plante tout entière. Des températures inférieures de 5 à 10° C. aux précédentes ont la même influence au bout d'un certain temps. Ici, comme dans le cas du froid, la force de résistance à l'influence désorganisatrice d'une température extrême, semble augmenter à mesure que la quantité d'eau contenue dans les cellules diminue; les semences desséchées à l'air, des plantes qui ont succombé dans les expériences précitées en dix à trente minutes, peuvent supporter pendant une heure une atmosphère de 60 à 70° C. sans perdre la faculté de germer; tandis que si elles sont imbibées d'eau, elles périssent.

Quand une cellule, ou un morceau de tissu rempli d'eau, a été tué dans des circonstances pareilles, les modifications qu'il présente

sont, comme je l'ai démontré, du même genre que celles des cellules gelées, peut-être même identiques. Comme dans le cas précédent, les changements visibles concernent seulement le protoplasma et rarement la cellulose; c'est toujours un changement dans les propriétés physiques qui fait ressortir la destruction de la structure moléculaire; les parois des cellules perdent le pouvoir de résister à la pression intérieure de la sève, et celle-ci s'échappe; elle remplit les espaces intercellulaires et le tissu devient plus perméable; les cellules en partie vidées se ramollissent et l'organe perd sa turgescence; les matières colorantes qui étaient retenues dans les cellules saines peuvent circuler librement dans les tissus brûlés; les parois spongieuses ne s'opposent plus à l'évaporation de la sève et les parties atteintes se dessèchent tout en se colorant de couleurs plus foncées qui prennent naissance à mesure que l'air décompose les sèves mélangées.

J'ai rassemblé les faits connus sur ce sujet, à côté de mes propres observations dans mon article: « Ueber die obere Temperaturgrenze der Vegetation. » *Flora*, 1864, p. 5 et suiv. Pour maintenir les plantes dans une atmosphère d'une certaine température, j'ai employé l'appareil représenté dans la fig. 7. Un vase de fer-blanc *a a* de 20 cent. de haut en renferme un deuxième *i i*; l'intervalle *a i* de 3 cent. est rempli d'eau. Le vase *t*, dans lequel est la plante à observer, est séparé du fond de *i i* par le socle *u*; pour que l'air qui entoure le végétal soit toujours humide, une cloche *g g* repose sur des crochets *h h* fixés au vase extérieur; de cette manière l'air se renouvelle, les gouttes d'eau condensées contre le verre, coulent au dehors et la chaleur qui monte des parois de *a a* n'est pas perdue. L'appareil repose sur un fort trépied *d* dans lequel brûle une lampe *l*. Pour faire des expériences sur la germination où la température doit être constante pendant des jours entiers, j'ai trouvé avantageux d'employer au lieu d'une lampe à esprit-de-vin, un large bocal, rempli moitié d'eau et moitié d'huile, dans lequel flottent deux ou trois luminignons. Un petit thermomètre est introduit dans la terre du vase, un autre

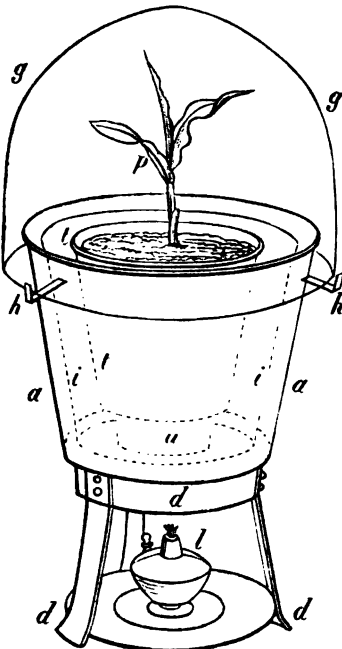


Fig. 7.

est placé dans l'air, de manière que la boule touche la partie de la plante

que l'on veut examiner. Plus l'appareil est grand, plus il est facile d'obtenir une température constante.

Des plantes de *Nicotiana rustica*, *Cucurbita Pepo*, *Zea Maïs*, *Mimosa pudica*, *Trapæolum majus*, *Brassica Napus*, qui avaient crû dans de petits vases furent placées dans l'appareil; la température sous la cloche fut poussée jusqu'à 44°, 46°, 48°, 50°, 51° C., puis maintenue constante pendant un certain temps; je conservai ensuite la plante à portée pour observer quelles seraient les conséquences de l'expérience. Voici un exemple de ces recherches :

*Nicotiana rustica*, avec cinq ou six feuilles.

1. Un exemplaire chauffé jusqu'à 44° C. maintenu trente minutes entre 44 et 45° C.: la température maximum du sol a été 44°,5 C. La plante n'a pas souffert.
2. Exemplaire maintenu pendant une heure à 45° C. n'a pas souffert.
3. Exemplaire maintenu quarante minutes dans une atmosphère de 45° à 47° C. le sol s'est échauffé jusqu'à 43°,5 C. n'a pas souffert.
4. Exemplaire maintenu quinze minutes entre 50 et 51° C. n'a pas souffert.
5. Exemplaire maintenu onze minutes entre 51 et 52° C.; température du sol: 49° C.; la plante a d'abord semblé n'avoir pas souffert, mais au bout de six jours les feuilles développées étaient un peu décolorées, les plus jeunes périrent plus tard.

D'autres plantes des mêmes espèces, également en pots, furent renversées de manière à faire plonger toutes les parties aériennes dans de l'eau maintenue pendant dix minutes entre 48 et 50° C.; des plantes aquatiques, *Ceratophyllum demersum*, *Cladophora*, *Chara*, restèrent dix minutes dans de l'eau entre 45 et 50° C. Enfin des rameaux feuillés, isolés et des plantes arrachées de *Phaseolus vulgaris*, *Papaver somniferum*, *Tenacetum vulgare*, *Cannabis sativa*, *Solanum tuberosum*, *Lupinus polyphyllus*, *Allium Cepa*, *Morus alba*, restèrent dix minutes dans de l'eau chauffée une fois à 45-46° C., une autre fois à 50° C. Dans toutes ces expériences, j'attendis quelque temps pour observer les conséquences. Les résultats sont donnés en grands détails dans le travail que j'ai cité; il suffit d'en introduire ici les extraits suivants : Une température de l'air d'environ 51° C., est toujours mortelle en dix à trente minutes; une chaleur, seulement de 2 à 5° inférieure, peut être supportée pendant longtemps sans inconvénients; pour l'air donc, la température la plus basse à laquelle les tissus sont brûlés, est entre 50 et 52° C.; pour l'eau entre 45 et 46° C. L'influence de la température n'est pas la même sur toutes les parties de l'organisme; le limbe des feuilles qui viennent de se développer est en général atteint d'abord; celles qui ne sont pas encore épanouies et les bourgeons résistent un peu plus longtemps; les parties les plus robustes sont les vieilles feuilles, les pétioles et les entre-nœuds. Suivant que la température a été plus ou moins haute, l'effet se fait remarquer plus ou moins vite : ce n'est souvent qu'au bout de plusieurs jours qu'on commence à apercevoir des changements sur des plantes qui ont été exposées à une chaleur de 50° à 51° C. Pendant la durée de l'expérience. et plus ou moins

longtemps après, des plantes mortellement atteintes ont une apparence remarquablement saine et bien portante; finalement les feuilles se flétrissent puis se dessèchent rapidement.

Les graines sèches et les spores de champignons peuvent supporter des températures bien plus élevées que les organes succulents surpris en pleine végétation. D'après Pasteur, des spores secs de *Penicillium glaucum* supportent, sans inconvénient, une température de 108° C., la plupart même étaient encore capables de se développer après une exposition d'une demi-heure à une atmosphère de 119 à 121° C., au bout du même temps 127 à 132° C. les tuent. Les spores d'*Ascophora elegans* se comportent de la même manière. H. Hoffmann a trouvé que des spores secs d'*Uredo destruens* et *segetum* peuvent être chauffés jusqu'à 128° C., mais s'ils sont humides, ceux de l'*Uredo segetum* sont déjà détruits entre 58,5 et 62° C., ceux de l'*Uredo destruens* entre 70 et 73° C. D'après Payen, l'*Oïdium aurantiacum* résiste à 120° C. — Göppert (l. c. p. 57) mentionne une observation de Th. de Saussure d'après laquelle du blé, de l'orge, du seigle et des choux supportent pendant les premières phases de la germination une température de 70° C. (pendant combien de temps?), s'ils ont été auparavant desséchés à une douce température.



Fig. 8.

D'après mes conseils et sous ma direction, M. Herm. Fiedler a fait une série d'observations avec l'appareil représenté dans la fig. 8. Un grand verre à boire *a* rempli d'eau est placé dans un bain de sable au-dessus d'une lampe. A travers le couvercle passe une éprouvette *c* qui plonge profondément dans l'eau et renferme des graines et un thermomètre, elle doit être soigneusement bouchée. On peut placer plusieurs éprouvettes dans le même appareil. En entourant le verre *a* d'une épaisse couche de papier, on obtient une température assez constante pour varier à peine de 2° dans une heure. Les expériences, qui durèrent chacune une heure, étaient faites sur des graines sèches ou gonflées par un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau; on ne les plaçait dans l'appareil que lorsque la température désirée était déjà atteinte; on les semait ensuite dans la terre humide pour voir si elles seraient capables de germer.

## I

### *Graines séchées à l'air.*

100 grains chauffés fournirent: *A*, germes qui dépassèrent le sol; *B*, germes qui n'atteignirent pas la surface; température en degrés centigrades.

Graines.	Non chauff.		57°-58°		59°-60°		62°-63°		64°-65°		67°-68°		69°-70°		71°-72°		73°		74°	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Pois . .	88	10	—	—	—	—	—	—	75	20	92	5	85	10	13	3	3	3	1	
Seigle. .	96	2	—	—	—	—	88	12	40	36	20	6								
Orge . .	96		98		90	2	88	4	6											
Blé . . .	100	—	—	—	—	—	—	—	98		6	6	1	1		1				
Maïs . .	100		90	3	86	8	75	10	25	28		7								

## II

*Graines ayant séjourné dans de l'eau.*

A et B, même signification.

Graines.	Non chauffées		49°-50°		51°-52°		53°-54°		54°-55°	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Pois . . . . .	96		75	10	30	4	20			
Seigle . . . . .	96		30	20	18	8				
Orge . . . . .	90		3	4						
Blé . . . . .	98		40	12	8	8				
Maïs . . . . .	88		2	1						

Dans les deux tableaux, les cases blanches indiquent toujours que les graines n'ont pas germé.

Les changements visibles dans les cellules tuées par une température trop haute, ont été d'abord étudiés sur le protoplasma par Max Schulze<sup>1</sup>. Il chauffa dans l'eau sur le porte-objet des poils staminaux de *Tradescantia virginica*, des poils brûlants d'*Urtica urens*, des cellules parenchymateuses de *Vallisneria spiralis*; le protoplasma fut atteint à environ 45° C., les courants s'arrêtèrent et plus tard se désorganisèrent. J'ai montré que la résistance du protoplasma à une température élevée est plus énergique si le milieu ambiant est de l'air que si c'est de l'eau, et qu'il ne faut pas confondre un arrêt momentané durant souvent quelques heures et causé par une température un peu trop haute, avec la rigidité complète qui est la conséquence de la mort<sup>2</sup>. Puisque certaines plantes supportent pendant dix à trente minutes une température de 50 à 56° C., le protoplasma doit bien y résister aussi; le même raisonnement prouve par contre qu'il est tué en dix minutes par de l'eau à 45 ou 46° C. Dans de l'eau à 46 ou 47° C., le protoplasma des poils du calice de *Cucurbita Pepo* s'arrêta en deux minutes, mais le mouvement recommença une

<sup>1</sup> *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen*, 1863, p. 48.

<sup>2</sup> *Flora*, 1864, p. 59.

demi-heure après ; dans de l'eau à 47 ou 48° C., arrêt en une minute ; le mouvement ne revint qu'au bout de deux heures ; après un séjour de dix minutes dans une atmosphère de 49 à 50° C. (dans l'appareil fig. 7), le protoplasma des poils de *Cucurbita Pepo* et *Solanum Lycopersicum* se mouvait rapidement ; dans un poil de *Cucurbita*, un morceau se sépara du réseau de protoplasma, se mut rapidement dans la sève de la cellule, changeant de forme comme une *Amœba*, et finit par se refondre dans la masse ; Kühne décrit des phénomènes tout à fait semblables dans des poils staminaux de *Tradescantia* à 14° C. au-dessous de 0. — Dans une plante de courge qui était restée, sans inconvénient, à une atmosphère de 50 à 51° C., je trouvai, au bout d'une heure, le protoplasma immobile dans les poils ; il s'était groupé en grosses masses pariétales ; dans quelques cellules il formait une seule masse d'apparence spumeuse avec beaucoup de vacuoles ; au bout de quatre heures les courants recommencèrent ; dans quelques cellules, le réseau de protoplasma était déjà presque complètement rétabli (température : 19-20° C.).

L'arrêt des courants n'était donc que passager ; mais dans de l'eau à 50° C. en une minute les mouvements furent pour toujours arrêtés ; le protoplasma était décoloré, dispersé en petites masses ; dans quelques cellules seulement le réseau était encore visible, mais sans mouvements. Les poils d'une tige de *Nicotiana rustica*, qui avait passé quinze minutes dans une atmosphère de 50 à 51° C., avaient, quinze heures après, leur protoplasma en parfait état. Dans les poils du pétiole d'une *Brassica Napus*, qui avait passé vingt minutes en apparence sans inconvénient dans de l'air à 49-49,5 C., le protoplasma était, cinq heures plus tard, spumeux et sans mouvement. Dans des poils staminaux de *Tradescantia*, qui étaient restés dix-huit minutes (avec interruption) à 46-48° C., l'arrêt ne fut que passager ; le mouvement recommença déjà neuf minutes après<sup>1</sup>. Je n'ai pu apercevoir de changement dans la cellulose que dans les poils de *Tradescantia* ; ils furent plongés une minute dans de l'eau à 57°, puis mis dans l'eau froide sur le porte-objet ; au premier moment on n'apercevait de modification que sur le protoplasma ; la membrane était à peine contractée et marquée de très-petits plis. Mais au bout de cinq à dix minutes, la cellulose se souleva par places en grosses bulles hémisphériques ; elle absorbait évidemment de l'eau, qui pénétrait surtout dans une direction tangentielle ; les propriétés de dilatation étaient donc changées. Un séjour d'une minute dans de l'eau à 50° C., produisit dans une autre occasion le même résultat. Nägeli<sup>2</sup> cite des faits analogues pour les gros grains d'amidon (à 55° C.).

Kühne (l. c. p. 87) a étudié le protoplasma nu des *Myxomycètes*. Cinq minutes dans une atmosphère à 30° C. n'arrêtèrent que momentanément. à 35° C. tout à fait, les courants dans le *Didymium serpula*. Le protoplasma d'*Aethalium scepticum* se coagula en neuf minutes à 40° C. ; à 39° C. l'arrêt ne fut que passager. — Kühne a fait sur la *Tradescantia* (six minutes 45° C.) les mêmes observations que moi sur le *Cucurbita Pepo* ; division du protoplasma en morceaux ; mouvements amœboïdes ; au bout de huit heures, courants rétablis.

<sup>1</sup> Flora, 1864, p. 68-70.

<sup>2</sup> Nägeli, Stärkekörner, p. 71.

Les changements dans la structure moléculaire (organisation) du protoplasma ne sont naturellement pas visibles, mais les modifications des propriétés diosmotiques se traduisent par les mêmes conséquences que dans les cellules gelées<sup>1</sup>. La sève rouge ou violette des poils de *Tradescantia* traverse l'utricule primordial et occupe l'espace entre celui-ci et la membrane cellulosique; puis finalement elle passe aussi à travers cette dernière et se répand dans l'eau. La substance même du protoplasma, incolore pendant la vie, absorbe très-fortement la matière colorante de la sève. — Si l'on plonge de minces sections de betteraves rouges dans de l'eau à 52° C., la sève colorée s'échappe immédiatement; dans de l'eau à 20° C. les cellules la retiennent encore au bout de dix-huit heures. Mais un morceau brûlé à 51° C. perd également sa sève dans de l'eau à 20° C. — Si dans une solution rouge on place des morceaux de betterave blanche, les uns frais, les autres brûlés à 52° C., les premiers sont encore incolores au bout de vingt-quatre heures, tandis que le rouge a pénétré profondément dans les seconds. — Des morceaux de betterave et de courge qui ont passé une heure dans de l'eau à 55° C., sont si mous que la moindre pression suffit pour faire écouler la sève; à 70° C. l'effet est encore plus fort; ils sont alors tout à fait semblables à des parties gelées. Ici, comme dans les feuilles, la transparence des tissus montre que les espaces inter-cellulaires sont remplis de sève.

#### d. De la végétation dans les limites normales de température.

§ 25. Ce serait sans contredit un des résultats les plus utiles de la physiologie, que de déterminer comment les différentes phases de la végétation se comportent à des températures constantes de 10°, 15°, 20°, 25°, 30°, etc. Nous n'avons aucune raison pour admettre que les différentes fonctions d'une plante se conduisent identiquement de même sous ce rapport; pour avoir une vue générale du développement, il faudrait donc isoler chacune d'entre elles et l'étudier à part; montrer, par exemple, l'influence d'une certaine température sur l'assimilation, la métamorphose des substances, leurs migrations, la transpiration, la formation des cellules, leur accroissement dans un temps donné. — Grâce à la difficulté de maintenir à une température constante le sol, l'air ou l'eau pendant un certain temps et de faire abstraction des autres influences qui agissent sur la vie végétale, on comprend que ce problème ait été jusqu'ici fort négligé. Nous ne possédons des données que sur l'influence d'une température supposée constante sur la formation de la chlorophylle, la sensibilité des feuilles, les courants du protoplasma et surtout la rapidité de la croissance des cellules.

<sup>1</sup> Sachs, *Flora*, 1864, p. 71 et suiv.



Tous les faits connus démontrent uniformément que l'énergie de l'activité physiologique très-faible immédiatement au-dessus de la limite inférieure, augmente à mesure que la température s'élève, suivant une proportion inconnue : pour l'accroissement des cellules des germes, cette augmentation continue jusqu'à un certain maximum au-dessus duquel il y a ralentissement ; on ne sait pas si les autres fonctions sont soumises à la même règle de ralentissement avant d'avoir atteint la limite supérieure. Si l'on considère les températures constantes comme abscisses et les effets physiologiques correspondants comme ordonnées, le développement de ces derniers sera représenté dans les cas connus (mouvement du protoplasma et croissance des cellules) par des lignes courbes : dans un de ces cas (développement des germes) la courbe atteint d'abord son maximum d'éloignement de l'axe des abscisses puis s'en rapproche par un rameau descendant. On ne connaît exactement la forme d'aucune de ces courbes, mais vraisemblablement chaque fonction élémentaire en a une particulière ; peut-être ces différentes courbes se coupent-elles mutuellement. On ne pourra comparer véritablement l'effet de la température sur deux plantes que lorsqu'on aura tracé les lignes particulières de leurs fonctions. Ce sont des études encore entièrement à faire ; les résultats doivent être positifs, car les plantes sont organisées de manière à être très-influencées par la température.

On n'avance guère vers la solution de ce problème lorsqu'on se contente de déterminer le temps qui s'écoule entre l'ensemencement et la maturité d'une plante, par une température moyenne donnée. L'idée de réunir dans une seule expression le nombre des jours de végétation et leur température moyenne a peut-être son importance pour la climatologie et la géographie botanique, mais sa valeur physiologique peut se comparer à celle des expressions : terrain à blé, terrain à avoine, comme indiquant la fertilité du sol ; de même que dans ce dernier cas la science ne commence que lorsqu'on établit les relations entre la nourriture du végétal d'une part, les éléments contenus dans le sol, ses qualités physiques, etc., d'autre part ; de même ici une réponse scientifique à la question qui nous occupe ne peut être obtenue que par la solution des problèmes que j'ai posés.

J'ai exposé dans mon mémoire « Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. » (Jahrb. für Wiss. Bot. II, p. 370 et suiv.), quelques-uns des motifs qui, selon moi, militent

contre les expressions employées par Adanson, Boussingault, Alph. de Candolle, Quetelet, pour désigner la durée de la végétation et la température moyenne; depuis lors je n'ai pas été contredit. Les travaux récents de Kabsch <sup>1</sup> n'ont rien changé à la situation des choses, puisqu'il a employé l'ancienne méthode avec ses erreurs et ses illogicités, sans parler de mes objections. Il ne s'agit pas dans ce cas de quelques observations nouvelles, de la correction de quelques chiffres (par exemple, l'élimination des températures dites inactives), mais d'un changement dans le principe lui-même. Je ne crois pas nécessaire de le développer davantage ici, je l'ai suffisamment expliqué et démontré dans tous les paragraphes précédents (19-25).

Les faits se rapportant à ce qui est dit dans le § 25 sont les suivants : Les feuilles étiolées verdissent d'autant plus vite, à la lumière ou dans l'obscurité (conifères) que la température est plus élevée. Je ne connais pas de mesures exactes <sup>2</sup>. La sensibilité des feuilles de mimosa est faible de 16-18° C. elle paraît atteindre son maximum à 30° C. au-dessus <sup>3</sup>.

D'après Kabsch <sup>4</sup>, les folioles latérales d'*Hedysarum gyrans*, font à 35° C. une oscillation en quatre-vingt-cinq à quatre-vingt-dix secondes; à 28-30° C. une en cent quatre-vingt à deux cent quarante secondes; à des températures inférieures les oscillations sont faibles, et nulles vers 23-24° C.

*Protoplasma*. D'après Dutrochet <sup>5</sup>, dans de la neige fondue, la rotation dans la *Nitella flexilis* est très-lente; à + 18° C. elle est plus rapide; entre 27 et 40° C. elle subit un ralentissement, mais au bout d'un moment le mouvement reprend toute sa vivacité. Nägeli <sup>6</sup> a soumis une cellule de *Nitella syncarpa* à différentes températures en la maintenant toujours sous le microscope. Le courant dans la cellule terminale d'une feuille offrait à + 10° C. une rapidité de  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  en huit secondes; après un abaissement soudain à + 1,25° C.  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  en cinquante-trois secondes; à + 1° C.  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  en soixante-deux secondes; à +  $\frac{3}{4}$ ° C.  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  en quatre-vingt trois secondes; vers 0° le mouvement s'arrête tout à fait. En élevant peu à peu la température il a obtenu les résultats suivants. (Il faut faire entrer en ligne de compte l'influence de l'instabilité de la température.) Un espace de  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  était parcouru par les parties les plus rapprochées de la surface supérieure :

à + 1° C. en 60 sec.	à + 10° C. en 8 sec.	à + 19° C. en 3,8 sec.
» 2° » 47 »	» 11° » 7 »	» 20° » 3,6 »
» 3° $\frac{1}{2}$ » 33 »	» 12° » 6,4 »	» 22° » 3,2 »
» 5° » 24 »	» 14° » 5,4 »	» 24° » 2,8 »
» 6° » 19 »	» 15° » 5 »	» 26° » 2,4 »
» 7° » 15 »	» 16° » 4,6 »	» 28° » 2 »
» 8° » 11,5 »	» 17° » 4,3 »	» 31° » 1,5 »
» 9° » 9,5 »	» 18° » 4 »	» 34° » 1 »
		37° » 0,6 »

<sup>1</sup> Flora, 1863, p. 520 et suiv.

<sup>2</sup> Flora, 1864, n° 32.

<sup>3</sup> Flora, 1868, p. 454.

<sup>4</sup> Bot. Zeitg. 1861, p. 355.

<sup>5</sup> Comptes rendus, 1857, V, 777.

<sup>6</sup> Beiträge zur wiss. Botanik, II, 77.

Dès que la température dépassa 37° C., le mouvement cessa tout à coup: lorsqu'elle s'abaissa de nouveau, la rotation recommença, d'abord lentement, puis plus vite et finalement rentra dans les chiffres indiqués dans le tableau. Ces résultats sont la moyenne de plusieurs observations. Nägeli remarque que, bien qu'il n'y ait pas d'exactitude mathématique, la construction graphique de la courbe est assez régulière; à mesure que la température s'élève, l'accélération du mouvement pour un même nombre de degrés devient toujours plus faible.

Max Schulze <sup>1</sup> a trouvé qu'à la température ordinaire de la chambre, la rapidité des courants dans les poils d'*Urtica* et de *Tradescantia* est de 0,004 à 0,005<sup>mm</sup>; à une température plus élevée: 0,008 à 0,010<sup>mm</sup>. Il dit plus loin que le mouvement se ralentit toujours lorsque la température, en s'élevant atteint 38 à 40° C.

Dans les poils de *Cucurbita Pepo*, de *Solanum Lycopersicum* et de *Tradescantia*, dans le parenchyme de *Vallisneria*, j'ai observé que le mouvement était lent entre 11 et 16° C., très-vif entre 30 et 40° C. moins entre 40 et 50° C. <sup>2</sup> Ce ralentissement était peut-être dû uniquement à l'instabilité de la température; d'après Hofmeister, un saut brusque de 10 à 20° C. peut arrêter momentanément le mouvement.

*Croissance des cellules* (Allongement). Beaucoup d'observations ont été faites sur ce sujet dans le but de déterminer l'accroissement de certains organes à différentes périodes de leur développement <sup>3</sup>. Mais on n'a pas fait assez attention à la température et aux autres influences extérieures. Certains observateurs se sont attachés à constater l'effet du jour et de la nuit <sup>4</sup>, mais ils ont négligé la température et n'ont pas pris garde aux variations dans la rapidité de l'accroissement, à mesure que l'organe se développe. Ces travaux ne servent donc pas à grand'chose pour le sujet qui nous occupe ici <sup>5</sup>. L'un des meilleurs est celui de Duchartre: « Recherches physiologiques, anatomiques et organogéniques sur la Colocase des anciens <sup>6</sup>. » Bien que ne s'occupant pas spécialement de la température, il nous fournit des données précieuses; dans la croissance des feuilles la rapidité d'allongement augmente d'abord indépendamment de la température et des autres circonstances extérieures, puis elle atteint son maximum et diminue jusqu'au moment où les dimensions définitives sont atteintes. J'ai remarqué quelque chose de semblable, par des températures constantes, pour différents germes (tiges et racines), et j'en ai conclu qu'il est de toute importance de bien connaître ces faits lorsqu'on veut exprimer la rapidité de la croissance en fonction de la température constante. En tenant compte de ces découvertes et de quelques autres circonstances secondaires, j'ai cherché à déterminer la rapidité de la croissance à différentes températures à peu près constantes. Mes résultats

<sup>1</sup> Das Protoplasma der Rhizopoden, etc. 1863, p. 46.

<sup>2</sup> Flora, 1864, n° 5.

<sup>3</sup> Griesebach, in Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte, 1844, cahier II; Münter, Bot. Zeitg. 1843; Harting, Bot. Zeitg. 1843.

<sup>4</sup> Annals and Magazin of nat. hist. 1849; P. de Candolle, Phys. p. 444-446.

<sup>5</sup> Voyez encore Caspary, Bot. Zeitg. 1855, p. 246.

<sup>6</sup> Ann. des Sc. nat. 1859, p. 268.

ne sont pas suffisants pour servir de base à un calcul; le nombre des observations, pour qu'on puisse en tirer une moyenne devrait être beaucoup plus considérable; mais ils servent de complément à la loi indiquée dans le paragraphe précédent. Un certain nombre de graines étaient placées pour quarante-huit heures dans un sol dans lequel le thermomètre variait de 2 à 3° R. tout au plus; je calculais la longueur totale des tiges et des racines et divisais par le nombre des individus<sup>1</sup>.

RACINES

*Zea Maïs.*

Durée.	Temp. R.	Longueur des racines.
48 heures	34°	5,9 <sup>mm</sup>
	30,6°	25,2
	27,2°	55,0
	26,6°	39,0
	21,0°	24,5
2 fois 48 heures	13,7°	2,5

*Phaseolus multiflorus.*

Durée : 48 heures.

Temp. R.	Racines.
34°	7 <sup>mm</sup>
30,7°	22
27,6°	28
26,6°	30
22,8°	34
21,0°	47
20,6°	39

*Pisum sativum.*

Durée : 48 heures.

Temp. R.	Racines.
30,6°	12,2 <sup>mm</sup>
26,6°	17
22,8°	41
14,1°	4

*Triticum vulgare.*

Durée : 48 heures.

Temp. R.	Long. des 3 rac. réunies.
30,6°	22 <sup>mm</sup>
26,6°	50
22,8°	88,3
14,1°	3,5

*Orge.*

Durée : 48 heures.

Temp. R.	Long. des rac. réunies.
34°	3 <sup>mm</sup>
26,6°	77
22,8°	140
14,1°	2

<sup>1</sup> Sachs, travail cité (Jahrbücher für Wiss. Bd. II, 352 et suiv.).

## PLUMULE

Longueur depuis la base des cotylédons ou du bouclier (écusson) au sommet du bourgeon.

Durée.	Temp. R.	Longueur de la Plumule.		
		<i>Zea.</i>	<i>Phas. mult.</i>	<i>Pisum sat.</i>
48 heures	34°	4,6 <sup>mm</sup>	7,5 <sup>mm</sup>	
	30,6°	9,1	10,2	5,5 <sup>mm</sup>
	27,2°	13,0	15,0	5,0
	26,6°	11,0	10,5	5,7
	21,0°	5,6	11,0	10,0
2 fois 48 heures	13,7°	4,6	7,4	3,0

Les chiffres correspondants pour le blé et l'orge sont irréguliers, probablement parce que les graines n'étant pas assez profondément enfouies dans le sol, la température des germes ne coïncidait pas avec celle du thermomètre. On peut cependant encore reconnaître la loi.

*Triticum vulgare.*

Temp. R.	Racines.
30,6°	4,5 <sup>mm</sup>
27,2°	10,5
26,6°	5,0
22,8°	9,0
14,0°	2,0

La comparaison de ces chiffres montre que le maximum de rapidité de croissance tombe pour différentes plantes, sur différentes températures, quand on considère des organes analogues; d'un autre côté dans la même plante la racine et la plumule semblent avoir leur maximum à des températures diverses: les observations sont trop peu nombreuses pour que ce point soit encore certain.

### III

## ÉLECTRICITÉ

---

### CHAPITRE TROISIÈME

#### **Influence de l'électricité sur les plantes. Courants dans leurs tissus.**

§ 26. Nous ne possédons que peu de données vraiment significatives sur les effets produits dans les tissus végétaux par la tension de l'électricité statique, par les courants constants et leurs variations.

Les plantes sont constamment exposées aux variations dans l'état électrique de l'air et du sol; par leur position, elles semblent destinées à agir comme conducteur entre ces deux milieux; de plus, elles sont remplies de liquides électrolytiques; mais nous ne savons absolument pas si ces circonstances agissent spécialement sur l'assimilation, la transformation des substances, leur translation, la forme des organes, etc. Les idées émises sur ce sujet qui se rencontrent dans des travaux dispersés ne résolvent aucune question d'une manière satisfaisante, et sont à peine dignes d'être mentionnées<sup>1</sup>. Il existe quelques recherches valables au sujet de l'influence des secousses électriques sur les courants du protoplasma et sur les feuilles et organes floraux sensitifs; mais ici même, les résultats ne sont ni assez nombreux, ni assez positifs pour permettre de donner une esquisse générale du cours complet de ces phénomènes lorsqu'ils sont soumis à un certain degré d'action électrique. Voici à peu près

<sup>1</sup> Voir, par exemple, l'ancienne littérature: De Candolle, *Physiologie*, III, 1089. Froriep's *Notizen*, 1845, XXXIV, n° 11.

tout ce qu'on peut tirer des matériaux existants : Comme c'est le cas pour la lumière et la chaleur, l'influence électrique doit acquérir une certaine énergie avant que son effet soit visible ; à un certain point, les organes deviennent rigides, pour reprendre plus tard leur sensibilité ordinaire ; une action un peu plus forte cause la mort de l'organe. Les influences électriques qu'on a fait agir jusqu'à présent étaient toujours prises en dehors du cours normal de la vie de la plante ; il était donc naturel qu'elles agissent constamment d'une manière désorganisant : il ressort, en effet, des observations de Jürgensen et de Schultze que les courants électriques trop faibles pour amener la rigidité ralentissent cependant toujours les mouvements du protoplasma et des feuilles au lieu de les accélérer comme le fait la chaleur dans de certaines limites. Cependant Brücke et Kühne ont observé, sous l'influence de certains courants, des modifications de forme dans le protoplasma des poils d'*Urtica urens* et quelques autres faits analogues, qu'on pourrait peut-être expliquer par une augmentation de la vitalité du protoplasma. Kabsch dit avoir vu que les feuilles d'*Hedysarum gyrans*, immobiles au-dessous de 22° C., exécutent leurs oscillations très-régulièrement sous l'influence d'un faible courant d'induction. C'est le seul exemple positif d'une augmentation de la vitalité causée par l'influence électrique. Encore n'est-il pas impossible de penser que la résistance des tissus au courant, était suffisante pour amener les organes à la température à laquelle ils effectuent leurs mouvements. L'électricité ne serait donc plus la cause directe du phénomène. Des recherches plus approfondies résoudre sans doute ces questions.

L'effet appréciable d'un choc électrique sur le protoplasma ou les organes sensitifs est, en général, le même que celui d'un ébranlement mécanique. Le courant du protoplasma est ralenti ou même momentanément arrêté comme par un coup ou une pression. D'après les travaux parvenus à ma connaissance, je crois pouvoir affirmer que les mouvements exécutés par les feuilles de *Mimosa*, les étamines de *Centaurea Scabiosa*, de *Berberis*, de *Mahonia*, le gynostème de *Stylidium*, sous l'influence de chocs électriques, ont la même direction que ceux qui ont pour cause un simple ébranlement. Comme les nerfs et les muscles des corps animaux, les tissus végétaux semblent être moins affectés par la tension de l'électricité statique et par les courants constants que par les variations dans l'intensité de ces derniers <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Kühne, Kabsch, Becquerel.

Ce sujet est encore trop neuf pour qu'on puisse le traiter à la manière ordinaire, mais il peut être utile de donner un résumé de toutes les observations existantes; peut-être renferment-elles, malgré leur apparence hypothétique, des résultats valables à un point de vue général. Dans le commencement de toute branche de la science, les faits isolés occupent d'abord le premier plan. Ce n'est que plus tard qu'il est possible, en les comparant, d'en tirer des principes généraux.

§ 27. *Influence des forces électromotrices sur le protoplasma.* Les premières recherches dans cette direction ont été faites en 1837 par Becquerel <sup>1</sup> sur le Chara.

Sous l'influence d'un courant électrique d'une certaine intensité, le mouvement s'arrête pour recommencer bientôt après et reprendre sa rapidité normale; une augmentation de la force électrique amène un nouvel arrêt, après lequel le mouvement peut encore reparaitre; une diminution de la force du courant paraît avoir une influence analogue. Ce n'est donc pas tant l'intensité du courant que ses variations qui agissent sur le protoplasma. En augmentant suffisamment ses batteries, Becquerel a interrompu le mouvement pendant des heures entières. D'après Unger <sup>2</sup>, un ébranlement mécanique quelconque produit des effets analogues. Si, par exemple, on détruit un certain nombre de cellules par des coupures ou des piqûres, le mouvement, surtout dans les jeunes plantes, s'arrêtera partout, ou du moins se ralentira considérablement; bientôt toutefois il reprendra, dans les cellules intactes, sa rapidité normale. L'explication de ce phénomène est facile: par la destruction d'un certain nombre de cellules, la pression latérale (tension des tissus) est subitement diminuée; de là, dans les cellules intactes, un ébranlement suffisant pour arrêter le mouvement du protoplasma; bientôt un nouvel état d'équilibre s'établit dans la partie saine des tissus, et le mouvement recommence comme auparavant. Les cellules les plus rapprochées de la blessure sont toujours, suivant Unger, les plus fortement influencées; une simple pression suffit pour produire des effets analogues.

Un des meilleurs ouvrages publiés sur ce sujet est celui de Théodore Jürgensen <sup>3</sup>, qui a étudié l'influence de courants induits et constants sur le mouvement dans les cellules de *Vallisneria spiralis*.

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1837, p. 784.

<sup>2</sup> Unger, Anat. u. Physiol. der Pfl. 1855, p. 277.

<sup>3</sup> Studien des physiolog. Instituts zu Breslau, 1961, Heft I, 98 et suiv.



Comme porte-objet, il employait une plaque de verre circulaire fixée dans une planchette de bois verni; à deux points opposés de cette dernière sont fixés des fils de cuivre servant d'électrodes; leurs extrémités, recourbées l'une vers l'autre, dépassent d'un millimètre environ la surface du verre. Le petit bassin circulaire entouré par la planchette est rempli d'eau distillée en quantité suffisante pour baigner la face inférieure des électrodes. Le morceau de feuille à observer est placé dans l'eau, de telle façon que ses extrémités touchent la face inférieure des électrodes. Dans cette position, le courant rencontrait une résistance moindre que lorsque la feuille, tournée de 90° C., présentait son grand axe perpendiculaire à la direction de l'électricité. Jürgensen en conclut que la sève est un meilleur conducteur que l'eau distillée. La force du courant dans le premier et le second cas est comme 3 : 2. — Pour produire sur les cellules de l'épiderme les mêmes effets que sur le parenchyme, il faut toujours des courants plus forts, ce que Jürgensen attribue au plus grand nombre de parois cellulaires à traverser. Laissant de côté le cas où le courant est assez fort pour tuer le protoplasma, changer sa forme et rassembler le contenu de la cellule contre la portion de la paroi la plus rapprochée du pôle positif, je vais énumérer les conclusions tirées par Jürgensen de ses expériences; ses observations reposent sur une cellule isolée par deux fils en croix; le courant était fourni par une pile de petits éléments de Grove, et sa force régularisée par un rhéochorde.

*A. Influence d'un courant constant.*

1) Le courant produit par un élément n'a pas d'influence visible; celui de deux à quatre éléments ralentit le mouvement du protoplasma et, au bout d'un certain temps, l'arrête complètement. 2) Lorsqu'on ouvre le circuit, le mouvement, s'il n'était que ralenti, reprend peu à peu sa rapidité première. 3) Si le courant du protoplasma était complètement arrêté, aucun mouvement ne se manifeste. 4) Lorsque le mouvement s'arrête, la chlorophylle s'amasse en différents points contre lesquels viennent s'arrêter les granules isolés qui nageaient encore librement. 5) Lorsque le mouvement est arrêté par un courant constant, les places où s'amoncele la chlorophylle sont beaucoup plus nombreuses que sous l'influence d'un ébranlement mécanique. 6) Des courants produits par vingt-quatre éléments agissent comme de plus faibles lorsque leur durée est suffisamment courte. 7) Si l'on va jusqu'à trente éléments, il suffit de fermer un instant le circuit pour arrêter le mouvement d'une manière

définitive. 8) Que le courant constant soit dirigé dans le sens du « courant de la sève » ascendant ou descendant, l'effet est absolument le même. 9) Lorsqu'on ouvre le circuit aussitôt après l'arrêt complet du mouvement, le contenu de la cellule ne se contracte pas.

Pour observer les courants induits, Jürgensen s'est servi d'un chariot de Dubois muni d'un interrupteur de Halske; leur influence ressemble tellement à celle des courants constants, qu'il est à peine possible de constater une différence; le nombre des chocs induits qui traversent la feuille dans l'unité de temps ne paraît pas avoir d'importance pour le résultat final. Les courants induits par un développement de 30 mill. de l'appareil, le courant primaire étant fourni par un élément de Grove, étaient, en général, suffisants pour arrêter le mouvement dans les cellules du parenchyme. Même en prolongeant ses observations pendant plusieurs heures, l'auteur n'a jamais pu constater de contractions dans les cellules sous l'influence de courants induits. Les travaux postérieurs de Heidenhain, de Brücke, de Max Schultze, de Kühne se rapportent plus spécialement aux changements de forme produits dans le protoplasma par des chocs électriques déterminés. Suivant Max Schultze, ils offrent la plus grande ressemblance avec ceux qui sont produits par la chaleur ou par le gel<sup>1</sup>.

D'après Heidenhain, des courants électriques faibles ne modifient nullement le mouvement du protoplasma<sup>2</sup> dans les poils staminaux de *Tradescantia*; des courants un peu plus forts l'arrêtent rapidement, et les granules foncées offrent seules encore un mouvement moléculaire très-actif. Les fils de protoplasma prennent une apparence variqueuse, et ici et là se développent des renflements qui se séparent facilement de la masse et nagent dans la sève sous la forme de corps arrondis, sans contours bien déterminés. Si les courants induits ne sont pas trop forts et n'agissent pas trop longtemps, peu après leur interruption, le mouvement reparait et reprend bientôt sa rapidité normale. Le protoplasma tué par un courant trop fort devient dur et morcelé; le mouvement moléculaire s'arrête, parce que les granules se trouvent prises dans les masses coagulées: toute la masse du protoplasma se sépare des parois de la cellule. — Dans les cellules parenchymateuses d'*Hydrocharis*, tuées par des courants induits, « les grains de chlorophylle, isolés ou en groupes, paraissent enfermés dans des vésicules. »

<sup>1</sup> Voy. § 22 et § 23.

<sup>2</sup> Studien des Physiol. Instituts zu Breslau, 1863, II, 65.

Brücke<sup>1</sup>, pour étudier l'influence électrique dans ses différentes phases, ne ferma d'abord le circuit que pendant quelques secondes, de manière à ce que les poils d'*Urtica urens* qu'il observait ne reçussent qu'un nombre relativement petit de chocs. Le premier changement appréciable consiste généralement dans l'apparition d'un certain nombre de fils qui s'étendent du protoplasma pariétal dans la sève ; quelquefois ils éclatent comme des fusées dès que le circuit est fermé ; souvent aussi ils atteignent une longueur appréciable, et s'étendent jusque dans l'axe de la cellule. Leur extrémité est renflée, et ils sont animés d'un mouvement *de tremblement*. Si, à cette période, on interrompt le courant, le protoplasma revient bientôt à son état primitif. Max Schultze<sup>2</sup> a observé les mêmes phénomènes et a, de plus, remarqué qu'ils ne commencent à se manifester que lorsque la force électromotrice est déjà presque suffisante pour tuer le protoplasma. En chauffant rapidement des poils d'*Urtica* jusqu'à 40° C. et au-dessus, il a observé dans le protoplasma les mêmes changements de forme, qui disparaissent par l'effet du refroidissement. Il ne put pas produire d'effet analogue sur la *Tradescantia virginica*, mais revit seulement ce qui avait déjà été observé par Heidenhain. Kühne<sup>3</sup>, d'un autre côté, a vu se former aussi dans cette dernière plante des protubérances en forme de papille ou de massue, mais ordinairement leur apparition précédait immédiatement la mort. Tant que le protoplasma n'est pas séparé en masses isolées et que le mouvement moléculaire n'a pas commencé, on peut, d'après ce dernier auteur, être sûr que le courant reparaitra même après un long intervalle (détail qui a peut-être échappé à Jürgensen). Il revint même une fois au bout de vingt-quatre heures, lorsque le protoplasma était déjà presque transformé en petites sphères incolores. Le protoplasma véritablement tué se colore par imbibition de la sève colorée des poils de *Tradescantia* en bleu ou en violet (comme cela arrive sous l'influence du froid ou de la chaleur). Kühne mentionne encore une particularité remarquable des poils de *Tradescantia* ; lorsqu'on les place entre les électrodes de telle façon que le courant les traverse dans leur petit diamètre, une partie seulement du protoplasma, environ sur le quart de la longueur de la cellule, est modifiée et transformée en masses isolées plus ou moins sphéri-

<sup>1</sup> « Das Verhalten der sog. Protoplasmaströme u. s. w. » in Sitzungsbericht der k. Acad. d. Wiss. Wien, 1862, Bd. 46, p. 1.

<sup>2</sup> Der Protopl. der Rhizopoden, etc. 1863, p. 44.

<sup>3</sup> Unters. über das Protopl. etc. 1864, p. 96.

ques; le reste du réseau garde sa forme primitive; cela semble indiquer que la substance du protoplasma ne transmet facilement ni le courant électrique, ni l'excitation particulière qui en est le résultat. Les observations du même auteur sur les Myxomycètes<sup>1</sup> conduisent à des conclusions analogues. Il plaçait le protoplasma nu de *Didymium Serpula* et d'*Aethalium* sur un porte-objet muni d'élec-

trodes en platine *pp* (fig. 9); une partie de la masse placée comme pont sur l'espace *uu* fermait le circuit du courant, tandis que le reste demeurait sur le verre en dehors

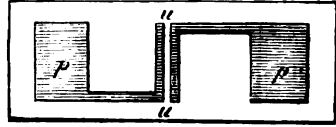


Fig. 9.

de l'action électrique. Sous l'influence de chocs d'induction isolés et appliqués successivement, se manifestaient une grande perturbation dans le courant des corpuscules et des changements de forme considérables dans la partie *uu* du myxomycète; les régions plus éloignées restaient parfaitement intactes; finalement ces dernières se séparaient du rameau *uu*, et continuaient à se mouvoir comme une *Myxoamoeba*.

Dans une de ses observations<sup>2</sup>, Kühne soumit un Myxomycète à un courant constant, entre des électrodes séparés par un intervalle de 4 mill.; pour obtenir un effet visible, il fallut employer six petits éléments de Grove. Au moment de la fermeture du circuit, il remarqua une accélération du courant dirigé du pôle positif au pôle négatif et procédant par secousses; les granules qui se mouvaient en sens contraire s'arrêtèrent un instant ou même reculèrent un peu; un courant constant ne produisit pas de perturbation durable dans le mouvement des corpuscules. — Il fallut employer quatre éléments de Grove pour produire, par un courant constant, dans les poils staminaux de *Tradescantia*, des effets analogues à ceux des chocs d'induction. En ouvrant et fermant rapidement le circuit, ou en renversant le courant, il ne se produisit pas d'abord de changement visible; si l'on répète souvent cette opération, le mouvement finit par s'arrêter dans les cellules qui n'offrent pas d'électrolyse dans la sève colorée. Dans les cellules rapprochées de l'électrode négatif, la sève se colore en vert, et en rouge vers l'électrode positif; ces couleurs sont rapidement absorbées par le protoplasma mort; le contenu granuleux des cellules se rassemble en grande partie dans un

<sup>1</sup> L. c. p. 78.

<sup>2</sup> L. c. p. 79.

coin rapproché du pôle positif. Des chocs d'induction modérés ne produisent aucune électrolyse de cette nature.

§ 28. *Influence des forces électromotrices sur les masses de tissu mobiles.* F. Cohn<sup>1</sup> cite à ce sujet les observations suivantes : « Pflüger et Schacht assurent que, sous l'influence d'un courant d'induction modéré traversant le pétiole commun, les folioles de *Mimosa pudica* se replient. Dreu et van Marum ont trouvé, d'un autre côté, que des chocs électriques puissants anéantissent la sensibilité du *Mimosa*. D'après Nasse, le galvanisme met en mouvement les filaments de *Berberis* comme un ébranlement mécanique; mais un choc électrique trop fort anéantit la sensibilité (A. de Humboldt). Nitschke parle de la courbure des feuilles de *Drosera* sous l'influence d'un courant galvanique. » Cohn lui-même paraît avoir employé le même appareil d'induction que Jürgensen (§ 27) pour étudier la sensibilité des étamines de *Centaurea Scabiosa*; il disposait les choses de telle façon que le courant d'induction traversât les organes reproducteurs. Pour travailler sous le microscope, il a également fait un arrangement qui ressemble à celui de Jürgensen. « Sur la table du microscope est placé un anneau de corne sur lequel sont fixés deux minces fils de cuivre courbés à angle droit. La partie la plus courte est horizontale sur l'anneau; les extrémités en sont séparées par un intervalle de 10 mill. On introduit dans le circuit un appareil reproducteur qui relie les deux fils de cuivre, et sert de pont entre eux; l'extrémité de la corolle reposant sur l'un et les anthères sur l'autre, les filaments sont parfaitement libres et peuvent s'allonger et se raccourcir sans rencontrer d'empêchement mécanique. Deux gouttes d'eau, qu'on laisse tomber sur les fils de cuivre aux extrémités de l'appareil reproducteur, complètent le circuit. La partie la plus longue des fils de cuivre descend perpendiculairement, et plonge dans des cupules de mercure communiquant par des fils métalliques avec les électrodes de la bobine d'induction. » Les deux modes d'observation ont donné les résultats suivants: Au moment où le courant traverse l'organe reproducteur, les filaments se contractent comme sous l'influence d'un ébranlement mécanique; plus tard, ils s'étendent de nouveau et atteignent la longueur normale à l'état de repos; ils se raccourcissent encore sous l'influence d'un nouveau choc d'induction. Lorsqu'en éloignant la spirale secondaire de l'appareil, on

<sup>1</sup> « Contractile Gewebe im Pflanzenreich, » Jahresber. der schles. Gesells. f. vaterländ. Cultur, 1861, cahier I, 24.

modifia la force du choc, il se trouva qu'un courant même très-faible suffisait pour raccourcir les filaments. Un courant trop fort les tue, c'est-à-dire qu'ils se raccourcissent brusquement et ne se rallongent plus.

Kabsch<sup>1</sup> a employé un appareil de Ruhmkorff desservi par un élément de Grove. Le gynostème de *Stylidium graminifolium* et *adnatum* montra le maximum de sensibilité aux chocs d'induction ; un courant très-faible, la spirale secondaire étant presque entièrement déployée, exerça tout à fait la même influence qu'un ébranlement mécanique ; les organes les plus vieux et ceux qui ont déjà été souvent excités se meuvent plus lentement. Un courant fort, traversant la plante tout entière, amène une sorte de paralysie, les organes reproducteurs restent immobiles ; les ébranlements mécaniques sont sans action sur eux, même lorsque le courant a cessé d'agir ; au bout d'une demi-heure environ, la sensibilité reparait. Pour anéantir définitivement le mouvement, il fallut employer l'action inductrice de toute la spirale primaire. — « Une particularité remarquable de cette plante est que les fleurs qui étaient encore en boutons dans l'inflorescence où a agi le courant électrique se développent bien, mais leur appareil reproducteur a perdu la sensibilité, tandis que, dans les autres inflorescences de la même plante, elle est encore complète. » Les étamines de *Berberis* et de *Mahonia* sont beaucoup moins sensibles ; elles ne sont mises en mouvement que par un courant assez fort pour anéantir la sensibilité ; une fois paralysées, elles gardent la position du sommeil, tandis que les gynostèmes de *Stylidium* peuvent, dans ce cas-là, rester dans la position normale. J'ai déjà parlé de l'influence qu'ont, suivant Kabsch, les chocs d'induction sur les folioles latérales d'*Hedysarum gyrans* ; remarquons encore que, lorsque l'appareil agissait très-énergiquement pendant peu de temps, les folioles terminales prenaient la position du sommeil ; si, au contraire, on les saisit dans cette position et qu'on les soumette à un courant modéré, elles se relèvent légèrement au bout d'un certain temps ; aucun effet semblable ne se produit sur les *Oxalis*, *Acacia*, *Robinia*, etc. — Dans ces observations, le choc d'induction n'était pas appliqué directement sur l'organe, mais un des fils rencontrait une plaque de cuivre dans le sol ; l'autre, terminé par un crochet, était fixé à un rameau au milieu de la tige environ, le contact étant rendu parfait au moyen

<sup>1</sup> Bot. Zeitg. 1861, p. 358 et suiv.

d'une goutte d'eau. Un courant d'induction faible, dirigé directement sur les coussinets des feuilles et les folioles latérales, arrêta le mouvement; les folioles se repliaient vers le bas, sans cependant être paralysées, elles restaient ainsi des semaines sans se flétrir; la mort était toujours produite par un courant direct un peu plus fort: les folioles terminales se conduisent de même. Dans les deux cas, l'épiderme des folioles paralysées mais encore vivantes et une partie des couches corticales sont désorganisées et se colorent en brun; le tissu à l'intérieur paraît sain. — Pour produire des mouvements dans les pistils d'*Helianthemum vulgare* et dans les lamelles du stigmate de *Mimulus Guttatus*, il faut des courants assez forts, et le courant d'induction doit être dirigé directement sur l'organe sensitif. — En employant des courants constants, Kabsch a observé que les organes sensitifs sont toujours beaucoup plus influencés à la fermeture qu'à l'ouverture du circuit. L'influence de courants constants qu'on n'interrompt jamais, est faible.

§ 29. Ce que nous connaissons de l'*électrolyse des substances végétales* ne tend nullement à expliquer les transformations chimiques qui s'effectuent dans les plantes. J'ai déjà mentionné les changements de couleur observés par Kühne dans les poils de *Tradescantia* sous l'influence d'un courant constant. D'après Kabsch (l. c., p. 363), les matières colorantes rouges sont dans tous les cas décolorées par les courants d'induction; suivant l'intensité de la couleur, l'effet se manifeste plus ou moins promptement. Le résultat est absolument le même, que le rouge provienne de fleurs ou de bractées (coloré en bleu par les alcalis), de feuilles ou de cotylédons (coloré en vert par les alcalis). La belle nuance violette des pétales d'*Aquilegia*, *Vinca*, *Viola*, *Delphinium*, *Campanula* est transformée par le choc d'une étincelle en un bleu verdâtre plus ou moins foncé. Les teintes jaunes résistent très-longtemps à l'électricité, et le vert de la chlorophylle y est tout à fait insensible. Kabsch attribue ces phénomènes à la présence de l'ozone. Becquerel<sup>1</sup> cite une expérience de Davy qui établit la communication entre deux vases remplis d'eau distillée par le moyen d'une plante vivante de menthe. Dans le liquide rapproché du pôle négatif d'une batterie on trouve, au bout de quelques minutes, de la potasse et de la chaux, et vers le pôle positif, un acide précipité par le chlorure de Barium, le chlorure de Calcium et l'azotate d'argent. La plante paraissait saine, mais, en prolongeant l'expérience, elle ne tarda pas à périr.

<sup>1</sup> Eléments d'électro-chimie (traduction allemande). Erfurt, 1857, p. 363.

Les données de Becquerel sur l'influence de l'électricité sur l'amidon et la gomme ne sont pas claires. Pour la séparation de la morphine et de l'acide méconique d'une solution d'opium, v. l. c. p. 363. D'après Gay-Lussac, on active la fermentation du moût de raisin et des solutions de sucre en y plongeant deux électrodes de platine; peut-être, comme le remarque Becquerel, cela est-il dû au dégagement ainsi produit de l'oxygène de l'eau, nécessaire à la végétation des ferments. Tous ces faits isolés tendent à prouver combien ce sujet est imparfaitement connu.

§ 30. *Des influences électromotrices dans l'intérieur de la plante.*

Il est facile de se représenter, en s'appuyant sur les données de la physique, que, soit dans les cellules isolées, soit dans les masses de tissus, soit dans les plantes entières, l'équilibre électrique est incessamment détruit par des causes liées directement ou indirectement, avec les différents phénomènes de la végétation. Comme l'intérieur de la plante est plein de liquides conducteurs, ces influences électromotrices ne tendront pas tant à accumuler de l'électricité jusqu'à un degré de tension élevé, qu'à produire des courants qui rétabliront immédiatement toute perturbation locale de l'équilibre; dans les cellules isolées, la cellulose, le protoplasma et la sève sont composés d'atomes et de molécules différents au point de vue chimique et physique; de plus, leurs parties constituantes changent constamment: ces deux causes doivent tendre à détruire l'équilibre. Si nous considérons des masses de tissus un peu plus considérables, nous trouvons également différentes substances dissoutes ou insolubles, distribuées suivant de certaines lois, séparées les unes des autres par les membranes des cellules, mais en même temps mises en communication par le pouvoir imbibant de ces dernières, comme les différents liquides d'une pile galvanique sont à la fois réunis et séparés par un diaphragme de terre cuite. Il faut mentionner ici le fait, par moi constaté<sup>1</sup>, que des sèves alcalines et acides sont distribuées dans différentes parties des tissus, ce qui donne lieu à des rapports électromoteurs analogues à ceux de la fameuse chaîne de Becquerel. La sève, riche en substances albumineuses des cellules à parois minces des faisceaux fibro-vasculaires, est alcaline dans les organes bien portants et vigoureux; le parenchyme environnant,

<sup>1</sup> J. Sachs, « Ueber saure, alkalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen, » Bot. Zeitg. 1862, n° 33. Un des meilleurs exemples de réaction alcaline est fourni par la sève des faisceaux fibro-vasculaires de *Cucurbita Pepo* et des racines de *Beta vulgaris*: dans les autres cas il faut prendre différentes précautions indiquées dans mon mémoire; en tous cas du papier tournesol parfaitement neutre est toujours nécessaire. Dans le même travail, j'ai discuté les idées de Payen et de Gaudichaud.



qui renferme beaucoup de carbures d'hydrogène, de substances grasses, de tannin, etc., est acide. Ces différentes sèves communiquent à travers les parois des cellules, et l'influence électromotrice peut ainsi se faire sentir. J'ai également montré que les parties les plus jeunes à l'extrémité des racines ou dans les bourgeons sont neutres ou alcalines, et qu'ainsi une action électromotrice peut se faire sentir entre elles et le parenchyme acide des parties plus âgées. Au point de vue théorique, nous en sommes sur ce sujet réduit aux hypothèses, mais il est permis de supposer que les courants électriques agissent sur la diosmose à travers les membranes, et que peut-être on pourrait ainsi les compter au nombre des causes qui favorisent le transport des substances d'un organe à l'autre.

Si maintenant l'on considère les plantes terrestres qui par leurs racines absorbent de l'eau et différents sels en une foule de points, on ne peut s'empêcher de penser que là aussi doivent se manifester des forces électromotrices qui, naturellement, tendront à s'égaliser par des courants. D'un autre côté, les feuilles épanouies dans l'air produisent incessamment de la vapeur d'eau qui se sépare des différentes solutions mélangées dans la sève; la physique nous apprend que, dans ces circonstances, la vapeur doit se charger d'électricité positive, tandis que les cellules d'où elle s'échappe, retiennent l'électricité négative; l'équilibre peut se rétablir instantanément. La combustion constante d'une partie de la substance végétale par la respiration, doit agir dans le même sens: l'acide carbonique qui s'échappe des parties non vertes, doit être positif, comme celui qu'on produit en brûlant du charbon; le contraire a lieu lors de l'élimination de l'oxygène dans les organes verts, sous l'influence de la lumière. Les différences de température des différentes parties du végétal, la pression latérale des cellules les unes sur les autres et bien d'autres phénomènes encore doivent être mis au nombre des causes tendant à détruire l'équilibre électrique de la plante.

Théoriquement, on ne peut pas décider si dans l'intérieur (d'une cellule, d'un tissu) d'une plante, ces différentes sources d'électricité s'ajoutent ou se balancent les unes les autres; les quelques observations que nous possédons tendent seulement à prouver que les racines et les parties aériennes d'une part, les tissus de l'intérieur et l'épiderme d'autre part, sont toujours chargés d'électricité de nom contraire. Aucune de ces recherches ne rend compte de l'idée, souvent mise en avant, que les plantes doivent posséder une organisation électromotrice analogue à celle des nerfs et des muscles dans

les corps animaux. En tous cas, cette hypothèse n'a guère de fondement, puisque les phénomènes électromoteurs, découverts par Du Bois-Reymond, sont spéciaux aux nerfs et aux muscles; on ne les a observés jusqu'à présent dans aucun autre tissu animal; ils n'ont donc guère chance de se présenter dans les tissus végétaux, qui en diffèrent bien plus que ces derniers. C'est précisément la présence des nerfs et des muscles qui est une des meilleures lignes de démarcation entre les corps animaux et végétaux; pourquoi donc supposer dans ces derniers quelque chose d'analogue aux courants nerveux et musculaires? Les recherches faites jusqu'à présent n'ont pas laissé voir dans les plantes la moindre trace d'un système analogue à celui des nerfs et des muscles; elles ont simplement prouvé que dans les végétaux agissent des forces électromotrices qui peuvent être expliquées par des lois générales, sans qu'il soit besoin d'imaginer un système de molécules péripolaires comme dans les nerfs et les muscles. Cela n'empêche pas absolument d'attribuer aux plantes certains arrangements électromoteurs de molécules polarisées; il faut seulement se les représenter tout autrement qu'on ne l'a fait jusqu'à présent; il faut commencer par mettre de côté toutes les influences électromotrices dues à des différences de composition chimique dans une cellule ou dans un tissu. Soit le protoplasma, soit la cellulose sont composés de séries de molécules vraisemblablement d'une forme définie; il n'y a donc rien d'absurde dans l'hypothèse que l'arrangement et la forme de ces molécules peuvent donner naissance à des rapports électromoteurs se rapprochant en quelque manière de ceux des nerfs et des muscles; en tous cas, cette comparaison est moins invraisemblable que celle qui porte sur une plante entière ou une masse de tissu composée de cellules de toutes sortes.

Les expériences de Pouillet <sup>1</sup>, d'après lesquelles l'électricité, produite pendant la végétation, pourrait acquérir un certain degré de tension, ont été répétées par Riess <sup>2</sup>, qui n'a pas obtenu les mêmes résultats. Wartmann <sup>3</sup> et Becquerel <sup>4</sup>, qui sont d'accord sur presque tous les points, n'ont pas retranché de leurs résultats l'influence électromotrice de la sève des plantes sur les électrodes. Buff <sup>5</sup>, qui a pris cette précaution, mérite donc plus de confiance. En considération du fait que les racines sont en contact immédiat avec le sol humide, tandis que les feuilles sont toujours (?)

<sup>1</sup> Ann. de chimie et physique, XXXV, 401; Pogg. Ann. XI, 430.

<sup>2</sup> Pogg. Ann. LXIX, 288.

<sup>3</sup> Bot. Zeitg. 1851, n° 16.

<sup>4</sup> Ann. de chimie et physique, XXXI, 40.

<sup>5</sup> Wöhler, Ann. der Chemie u. Pharmacie, 1854, LXXXIX, 80 et suiv.

entourées d'une couche d'humidité hygroscopique, il mit les plantes à examiner dans l'eau. Au fond de deux verres à boire, il verse une couche d'un demi-pouce de mercure, et les remplit ensuite d'eau jusqu'au bord. Des fils de platine fixés dans des tubes de verre plongent leur extrémité amalgamée (qui ne dépasse le verre que de quelques lignes) dans le mercure; l'autre bout est mis en communication avec le fil multiplicateur. Il fermait la chaîne en plongeant dans les deux verres une bande de papier buvard humide; l'aiguille restait immobile; il la mit en mouvement en ajoutant dans l'un des vases une petite quantité de sel de cuisine, d'un acide et de sève végétale. Pour empêcher la polarisation de la surface supérieure du mercure par le courant, il suffit de le remuer avec une baguette de verre. Pour étudier l'état électrique d'une plante, il la mettait à la place du papier buvard: après chaque expérience, il examinait l'état de l'appareil en rétablissant la communication par le premier moyen. Les racines soigneusement lavées plongeant dans un vase, et les feuilles dans l'autre, l'aiguille dévie très-clairement; si l'on renverse l'arrangement, elle se meut dans l'autre sens. Il examina de cette façon des jeunes pommiers, pruniers, sapins, églantiers, euphorbes, *Senecio vulgaris*, *Beta*, *Daucus carota*, *Oxalis stricta*, *Reseda*, *Viola tricolor* et *odorata*, *Fragaria*, *Nicotiana*, différentes graminées, jubarbe, *Agave americana*, *Opuntia*, *Acropera Laddigesii*, etc. Le degré de déviation de l'aiguille variait beaucoup, mais la direction du mouvement était toujours la même, indiquant un courant qui allait des racines vers les feuilles; la taille des plantes, la quantité de sève qu'elles renfermaient et d'autres circonstances qui modifiaient leur conductibilité, n'agissaient que sur le degré de déviation de l'aiguille.

Il soumit aussi à l'expérience des rameaux, des tiges ou des feuilles coupées; la surface de section plongeant d'un côté, la partie intacte de l'autre, le courant se manifesta toujours et sa direction fut constamment de la surface de section vers les feuilles; outre les plantes déjà mentionnées, il examina encore du chêne, du noyer, du saule, du peuplier argenté, *Paulownia imperialis*, érable, *Oleander*, groseiller, thé, *Spiræa*, vigne, pin, cyprès, *Pinus lanceolata*, genévrier, choux, raifort, pavot, *Trapaölum majus*, *Sedum tectorum* et *hybridum*, fougères, etc. Le courant se manifestait toujours que la blessure fût faite avant ou après l'immersion. Sur des rameaux arrachés et ayant séjourné plusieurs jours dans l'eau, sur des feuilles tombées à demi flétries, l'action fut la même, mais beaucoup moins énergique. L'effet n'était pas toujours immédiat, mais, tout en diminuant insensiblement, durait des heures entières. — Deux feuilles attachées à la même plante et plongées dans les deux vases ne font pas dévier l'aiguille; mais si l'une d'elles est mutilée, un courant partant de ce point se dirige à travers la plante vers l'autre feuille. Le limbe d'une seule feuille suffit pour produire un courant, toujours à condition que la partie qui plonge dans un des vases soit entamée; le courant se dirige de ce point vers la face supérieure de la feuille. Les fleurs et les fruits offrent des phénomènes semblables; la portion intacte de l'écorce verte est également positive à l'égard de la partie blessée du rameau. Les parties situées immédiatement sous l'épiderme sont négatives par rapport à la surface extérieure; le cambium est également négatif, de même que

l'aubier et le bois. Pour les champignons (*Agaricus campestris*, *nudus-muscarius*, *Lycoperdon gemmatum*), la surface supérieure du chapeau et la couche extérieure du style sont positives, tandis que l'intérieur est négatif. — Il n'y a pas de courants entre différentes parties de l'épiderme ou des tissus intérieurs; dans ce dernier cas pourtant, en séparant les portions acides et alcalines, on doit obtenir un résultat. Buff attribue toute destruction momentanée de l'équilibre à des circonstances accidentelles.

Le même auteur tire de ses observations les conclusions générales suivantes : 1° tous ces courants électriques ne peuvent pas avoir leur origine dans la plante elle-même, puisqu'on peut à volonté les diriger en haut, en bas ou latéralement; leur direction à l'intérieur du végétal dépend uniquement de la position de la feuille à laquelle le circuit, après avoir parcouru une partie de la plante, est fermé; 2° toute la surface verte des feuilles est constamment dans un état électrique positif; tandis que les liquides contenus dans les cellules et les racines sont négatifs, la force électromotrice, par laquelle cette séparation est effectuée, est très-faible, n'a aucun rapport avec les phénomènes de végétation, mais dépend uniquement des relations chimiques entre l'eau et la sève des plantes. Cette dernière idée s'appuie encore sur les observations suivantes : il se sert de l'appareil déjà décrit. prend deux bourrelets de papier buvard soigneusement humectés et pliés à angle droit; chacun d'eux est placé perpendiculairement dans un des vases, les deux branches horizontales tournées l'une vers l'autre. Sur l'extrémité de l'une d'entre elles, il place un peu d'acide sulfurique dilué, de solution de sel de cuisine, de potasse, de sève de pommes, de prunes, etc., puis l'amène en contact avec l'autre. Immédiatement, un courant passe du premier rameau dans le second par la surface de contact, mais il s'affaiblit rapidement et cesse bientôt tout à fait. Cela semble montrer, suivant Buff, que lorsqu'une solution aqueuse est entourée d'eau de telle façon que d'un côté le passage soit soudain, tandis que de l'autre il y ait gradation, un courant se développe toujours et se dirige du côté où la solution cesse brusquement. Ces conditions se trouvent réalisées dans les plantes. car l'épiderme limite bien nettement la position de la sève, tandis que, du côté des racines, il y a passage graduel jusqu'à l'eau environnante. — Les racines employées dans ces observations offraient évidemment une foule de blessures, car il est impossible de débarrasser ces organes de la terre sans déchirer quelques parties du chevelu; on pourrait donc attribuer à ce fait la similarité de propriétés des racines et des surfaces de section. D'un autre côté, les racines qui se sont développées dans l'eau et dont la surface est parfaitement intacte, se comportent vis-à-vis de l'absorption des liquides, des solutions de substances colorantes et de l'hypermanganate de potasse, parfaitement comme les surfaces de section. Les données de Buff sont donc peut-être bien vraies pour les racines intactes, mais il serait intéressant d'en avoir la preuve directe. Le même auteur a aussi étudié la tension électrique d'une chaîne de feuilles. Douze verres remplis d'eau sont placés à la suite les uns des autres; chacun contient une capsule d'argile également pleine d'eau, les observations sont faites sur des feuilles autant que possible de forme allongée et en pleine végétation; le style de chacune plonge dans une capsule d'argile, tandis que l'extrémité du limbe va jusque dans l'eau du verre suivant. Entre le premier style et

le dernier limbe, la tension est toujours très-faible et correspond tout au plus à la moitié d'un élément galvanique (zinc, cuivre et eau).

En employant la méthode de Du Bois, Jürgensen et Heidenhain<sup>1</sup> sont arrivés à des résultats tout à fait semblables. Ils traitèrent une feuille de *Vallisneria spiralis* comme Du Bois traite un morceau de muscle ou de nerf ; au moyen du multiplicateur, ils constatèrent un courant allant de la surface extérieure à la surface de section ; la déviation de l'aiguille fut, dans différentes expériences, de 1 à 30 degrés ; la force du courant diminuait toujours rapidement et variait beaucoup d'une feuille à l'autre. Toute nouvelle section en augmentait immédiatement l'intensité. Entre le sommet et la surface supérieure de la feuille il n'y avait jamais de courant. Cela les amena à penser que le phénomène était dû uniquement à la différence chimique entre la sève et l'eau qui humecte la face supérieure de la feuille ; ils le prouvèrent par l'expérience suivante : Un petit cylindre de papier buvard est saturé d'eau ; une extrémité est en outre humectée avec de la sève, et soit cette partie, soit la surface extérieure sont mises en communication avec des fils conducteurs. L'aiguille du multiplicateur dévia constamment de 50 degrés ; le courant allait de l'eau distillée à travers le multiplicateur jusqu'à la sève, c'est-à-dire suivait le même chemin que dans la feuille.

Becquerel<sup>2</sup> a déjà expliqué en la critiquant l'expérience suivante de Pouillet. Ce dernier auteur place sur une table vernie deux rangées de douze bocal de verre également vernis ; il les remplit de terre de jardin et, au moyen de fils métalliques, les fait communiquer entre eux et avec la face supérieure d'un condensateur ; la face inférieure était en contact avec le sol. Des graines sont ensuite semées dans les vases ; pendant les deux premiers jours, elles augmentent de volume, et il n'y a pas production d'électricité ; mais lorsque les petites plantes commencent à sortir de terre, les plaques d'or manifestent la présence d'un excès d'électricité positive. Les vases avaient, par conséquent, retenu l'électricité négative, tandis que les gaz qui s'échappaient des jeunes plantes emmenaient la positive. La remarque (l. c.) que, « pendant la nuit, l'effet était le même, bien que l'action chimique fût renversée, » repose sur une erreur, puisqu'il s'agit ici simplement de la germination et non point encore d'assimilation. Les expériences portèrent sur des graines de blé, de cresson, de giroflée et de luzerne. Au bout de trois ou quatre jours, il suffisait d'une seconde pour charger le condensateur. Pour que l'expérience réussisse, l'air de la chambre doit être aussi sec que possible. Le rôle de la végétation dans ces phénomènes n'est prouvé que par le fait qu'avant la germination, il n'y a pas d'électricité produite. Cela posé, on peut accepter l'explication de Becquerel ; il compare la germination à une véritable combustion, et cherche à comprendre par ce moyen ce développement d'électricité. Pendant les premiers temps, lorsque les gaz restent dans la terre, les deux électricités s'annulent. Pour que le condensateur se charge, il faut que l'acide carbonique puisse s'échapper. Becquerel lui-même reconnaît, avec raison, que cette théorie n'est pas parfaitement satisfaisante.

<sup>1</sup> Studien des physiol. Instituts zu Breslau, 1861, p. 104.

<sup>2</sup> Elemente der Electro-Chemie (trad. allem.), Erfurt, 1857, p. 361.

car l'évaporation et les transformations des substances organiques dans la terre des vases, suffisent à elles seules pour développer de l'électricité. — Riess, qui a répété ces expériences <sup>1</sup> sans obtenir les mêmes résultats, ne se prononce pas positivement ; il dit simplement *qu'il lui semble* que, dans les expériences de Pouillet, tout accès n'est pas fermé à des causes productrices d'électricité étrangères à la végétation. Il remplissait une capsule de laiton, ou plus souvent un vase de porcelaine, soigneusement isolé, de terre de jardin humide ; au moyen d'un fil de laiton, il la faisait communiquer avec la plaque collectrice, également en laiton, d'un condensateur de 6 pouces de diamètre. Depuis mars jusqu'en août 1844, il fit germer onze fois du *Lepidium sativum* ; il examinait le condensateur chaque jour, jusqu'à ce que les jeunes plantes eussent atteint une hauteur de 2 pouces. Il y avait souvent des traces d'électricité dans le condensateur, mais elle n'était pas toujours de même espèce, et d'autres expériences faites avec de la terre non ensemencée semblèrent montrer que ces traces d'électricité ne venaient point de la végétation.

<sup>1</sup> Pogg. Ann LXIX, 288.

## IV

**PESANTEUR**

## CHAPITRE QUATRIÈME

**Influence de la pesanteur sur la végétation.**

§ 31. Les particules de substances qui se meuvent dans différentes directions, dans l'intérieur des cellules et à travers les tissus, sont soumises à l'influence de la pesanteur qui les attire du côté du sol. Le poids de la molécule doit être surmonté par les forces que créent les phénomènes de végétation. La pesanteur exerce par ce moyen une influence constante sur les différentes phases de la vie végétale. Les dispositions moyennant lesquelles l'eau et les substances sont attirées jusque dans les rameaux les plus élevés des arbres (nous les étudierons dans un autre chapitre) n'ont de but assignable que de remplacer la pesanteur par d'autres forces ayant leur origine dans l'organisme. En outre, les formes et la manière de vivre spéciales de beaucoup de plantes demandent des arrangements particuliers pour pouvoir, à un moment donné, lutter contre la pesanteur et donner à certains organes la position nécessaire à l'accomplissement de leurs fonctions; les plantes aquatiques nous en offrent de nombreux exemples; le développement plus ou moins grand des espaces intercellulaires remplis d'air règle le poids spécifique de la plante, de telle façon que tantôt elle est tout à fait submergée, tantôt elle élève certaines parties au-dessus de la surface de l'eau; souvent des organes particuliers se développent sous la forme de véritables appareils natatoires qui offrent tous les de-

grés de complication possibles, depuis les vessies des Utriculaires jusqu'aux algues filamenteuses qui, par leur entrelacement, retiennent les bulles d'oxygène dégagées, et sont ainsi soulevées jusqu'à la surface de l'eau. Les moyens par lesquels beaucoup de plantes terrestres arrivent à ne pas succomber sous leur propre poids sont encore bien plus variés; le lierre, dont les tiges flexibles n'ont qu'une faible tendance à se soulever, ramperait sur la terre sans l'héliotropisme négatif, qui fixe contre tout appui vertical les parties les plus jeunes, et sans les racines adventives, qui se développent plus tard et toujours du côté le moins éclairé. L'enroulement des jeunes tiges, le développement des vrilles dont la forme, la position et le mode de croissance sont si divers, n'ont d'autre but que d'amener les organes délicats en contact avec un support; les vrilles, en s'accrochant aux corps environnants, jouent vis-à-vis des tiges flexibles le rôle de liens qui les empêchent de céder sous le poids des feuilles et des fruits. Grâce au mode de croissance particulier du tissu des entre-nœuds dans les plantes volubiles, le sommet de la tige se meut en cercle jusqu'à ce qu'il rencontre un support; il l'embrasse immédiatement à cause d'une sorte d'irritabilité sensitive qui le caractérise, et en se développant continue à l'entourer; par ce moyen, la tige peut conserver une direction perpendiculaire que sa flexibilité ne lui permettrait pas d'adopter. Soit l'apparition des vrilles, soit les mouvements circulaires du sommet de la tige, soit la sensibilité particulière des entre-nœuds au contact du support ne se manifestent que lorsque la plante est assez haute et assez lourde pour fléchir sous son propre poids; dans deux plantes d'espèces très-voisines, les vrilles se développent ou s'atrophient suivant que la tige est plus ou moins épaisse et forte (*Vicia Narbonensis* et *Faba*). Il n'est pas nécessaire de poursuivre plus loin ces exemples, dont je pourrais encore citer un grand nombre; un instant de réflexion suffira pour faire reconnaître que de nombreux détails d'organisation sont destinés à empêcher le poids des plantes de gêner l'accomplissement de leurs fonctions. Le plus souvent, cependant, les tiges, les rameaux, les feuilles, etc., sont assez fermes pour conserver, malgré la pesanteur, la position qui leur convient, qu'elle soit perpendiculaire, oblique ou horizontale; les arrangements particuliers dont j'ai parlé sont alors inutiles, et c'est en vain qu'on en chercherait la moindre trace. Mais beaucoup d'organes au moment de la germination, les feuilles à la sortie du bourgeon, ne se trouvent pas toujours dans une position telle qu'en continuant à croître dans



la même direction, ils finissent par acquérir vis-à-vis du sol, de la lumière et de l'air la situation qui leur est nécessaire. Ces organes se courbent, en général, jusqu'à ce qu'ils se trouvent dans des conditions favorables; les nouvelles positions qu'ils acquièrent ainsi sont toujours en relation avec la direction de la pesanteur, c'est-à-dire avec celle du rayon terrestre; c'est cette relation qui permet de conclure que l'intensité de la pesanteur détermine le sens de ces mouvements. Nous étudierons ces phénomènes en détail dans la suite. Il suffit ici d'indiquer que les masses de tissus mous et flexibles, qui se comportent comme une substance pulvérulente, suivent simplement l'impulsion de la pesanteur, tandis que les organes composés de différentes couches dont la tension relative change suivant leur position à l'égard du rayon terrestre peuvent se courber de diverses façons.

Ainsi, dans ces différents cas, la pesanteur agit sur l'arrangement des molécules organiques déjà combinées ensemble; c'est une question tout autre de savoir si le poids de ces parties excessivement petites a une influence marquée, par exemple, sur la formation de nouvelles cellules par division et sur leurs caractères morphologiques. Du Hamel a déjà fait faire un pas à cette question en remarquant que, dans de certaines circonstances, de nouvelles racines se développent uniquement sur les parties dirigées vers le bas, de nouveaux bourgeons à feuilles sur celles qui sont tournées vers le haut.

Les observations précédentes montrent que, dans la nature, les rapports entre la pesanteur et la végétation sont très-variés, tantôt fort simples, tantôt fort compliqués. Quelquefois les organes s'abandonnent à l'attraction de la terre, et conservent la position qu'ils acquièrent par ce moyen (racines, beaucoup de tiges et de feuilles); ailleurs, au contraire, la pesanteur elle-même est employée à forcer les organes à des mouvements opposés à sa direction normale (tiges perpendiculaires). De tous ces différents rapports, dont je n'ai cité que quelques-uns, un petit nombre seulement ont été soumis à des recherches exactes.

Ces divers modes d'action de la pesanteur sur la végétation n'ont pas besoin de preuves particulières; le simple exposé des faits suffira pour écarter l'hypothèse que la tendance des tiges, des racines, des feuilles, etc., à se diriger tantôt en haut, tantôt en bas, tantôt obliquement, est due exclusivement à une force résidant dans l'intérieur de la plante.

§ 32. *Influence de la pesanteur sur l'état de tension des tissus.* Les différents organes des plantes ont une tendance très-évidente à adopter pendant leur croissance des directions formant avec l'horizon des angles déterminés. Dodart et Bonnet <sup>1</sup> ont les premiers attiré l'attention sur ces phénomènes, mais ils les confondaient avec les changements de position dus à l'héliotropisme, qui, par leur nature même, n'ont aucun rapport avec la direction de l'horizon. Le premier pas vers une explication scientifique du phénomène a été fait par Du Hamel <sup>2</sup>, qui a montré, par de nombreuses expériences, que les directions particulières des racines et des tiges des germes ne sont dues à l'influence ni de l'air, ni du sol, ni de l'humidité, ni de la lumière. D'après une citation faite par le même auteur <sup>3</sup>, il semble que de la Hire ait déjà cherché dans la pesanteur l'explication des directions opposées de la tige et des racines. Mais c'est Knight <sup>4</sup> qui, le premier, émit une théorie positive, en même temps que par ses expériences de rotation, il dévoilait un côté intéressant du sujet. Il admit que l'extrémité des racines est encore tendre, délicate, et qu'à son passage de l'état liquide à l'état solide, elle est assez influencée par la pesanteur pour se diriger toujours en bas; la tendance des tiges à se diriger en haut est simplement due à l'extension de parties déjà organisées; quant aux bourgeons, leur position horizontale ou oblique attire la sève à la partie inférieure; celle-ci croît davantage, et ainsi s'effectuent les courbures nécessaires pour les remettre dans la direction verticale. Tandis que cette explication bien rapprochée de la vérité reposait plutôt sur une heureuse combinaison de faits connus que sur des recherches positives, Dutrochet <sup>5</sup> essaya, en s'appuyant sur des expériences nombreuses, mais malheureusement peu exactes, de déduire d'une distribution particulière du travail diosmotique les différents effets de la pesanteur sur les tiges et les racines. Les données anatomiques qui lui servaient de point de départ étaient les unes peu précises, les autres tout à fait fausses; l'endosmose est d'ailleurs parfaitement insuffisante pour rendre compte des phénomènes de tension des tissus. Wigand <sup>6</sup> a montré que la théorie de

<sup>1</sup> Bonnet: Recherches sur l'usage des feuilles, 1754, chap. 2.

<sup>2</sup> Phys. des arbres, II, 137, etc.

<sup>3</sup> Il dit, l. c. p. 140: « De la Hire explique la tendance des racines vers le centre de la terre par le poids des suc nourriciers, » etc.

<sup>4</sup> Philos. Transactions, 1806, p. 99.

<sup>5</sup> Mémoires, II, 1 et suiv.

<sup>6</sup> Botan. Untersuchungen. Braunschweig, 1854, p. 165.

Dutrochet perd toute signification lorsqu'il s'agit d'expliquer la position d'organes unicellulaires; ses propres idées, peu claires et incomplètement développées, valent encore moins que celles de ses prédécesseurs et ont été réfutées par Hofmeister. L'insuffisance de toutes les recherches déjà mentionnées sur ce sujet se faisait surtout sentir dans l'absence d'une expression générale se rapportant à tous ces phénomènes; les mots: tendance des tiges à se diriger vers le haut, tendance des racines à se diriger vers le bas, n'étaient employés évidemment qu'en l'absence d'une désignation meilleure<sup>1</sup>. On laissait ainsi de côté tout ce qui se rapporte aux rameaux, aux feuilles, aux fleurs, aux fruits qui, dans chaque plante, occupent une position particulière par rapport à l'horizon. De plus, si la racine principale se dirige toujours en bas, elle est accompagnée d'une foule de racines secondaires qui poussent dans toutes les directions; quant aux tiges, on en connaît beaucoup d'horizontales, et Dutrochet<sup>2</sup> en cite plusieurs qui croissent constamment dans la direction attribuée aux racines.

Hofmeister le premier, dans un travail qui compte parmi les meilleures productions de la physiologie végétale<sup>3</sup>, a su ramener l'explication de ces phénomènes à la simple expression d'une loi positive indiquant à la fois la cause et l'effet. Suivant lui, il ne s'agit plus du contraste facticement établi entre les tiges et les racines, mais de la distinction entre les tissus sans tension et ceux qui en sont doués; les deux espèces peuvent se retrouver dans les tiges comme dans les racines et dans tous les autres organes. C'est la distribution de ces tissus dans les jeunes organes qui détermine l'influence de la pesanteur dans un sens ou dans l'autre; d'autres circonstances peuvent modifier le résultat de telle façon qu'un organe, qui d'abord avait une tendance à se développer verticalement, finit par être oblique ou même horizontal.

L'exposé qui va suivre repose entièrement sur les déductions d'Hofmeister; il va sans dire que je laisse pour le moment de côté tout ce qui tient aux preuves de la théorie de la tension des tissus, puisque j'y ai consacré un chapitre spécial de cet ouvrage.

Dans tout organe qui s'allonge encore, on peut sur une coupe longitudinale rencontrer une place où les jeunes cellules n'exercent

<sup>1</sup> Voy. de Candolle, *Phys. vég.* II, 817.

<sup>2</sup> *Ann. des Sc. nat.* 1846, V, 24.

<sup>3</sup> • Ueber die durch Schwerkraft bestimmten Richtungen von Pflanzentheilen. • *Ber. der math. phys. Klasse der k. sächs. Ges. der Wiss.* 1860.

encore aucune pression les unes sur les autres; leurs membranes, à peine formées, sont encore minces et molles, et les tissus qu'elles constituent peuvent se comparer à une sorte de bouillie plus ou moins liquide. Dans cet état, les tissus sont passivement soumis à l'influence de la pesanteur. Quand de pareilles portions de tissus se trouvent immédiatement au-dessus ou au-dessous du point de végétation, le poids de ce dernier suffit, si l'organe est oblique ou horizontal, pour faire fléchir la partie délicate. On peut comparer un organe pareil à un bâton de cire à cacheter cylindrique, dont une extrémité est fixée et l'autre libre; si, un peu en deçà de cette dernière, la cire est ramollie sous l'influence d'une chaleur douce, immédiatement cette partie se courbera par la pesanteur, et la courbure sera d'autant plus franche que le ramollissement sera plus considérable. Si la portion de tissu pultacé occupe le sommet même de l'organe, celui-ci se conduira comme un bâton de cire dont on a échauffé l'extrémité. — Sur les racines de presque tous les germes se trouve un disque de ce tissu passif, au-dessus du point de végétation, immédiatement au delà de la coiffe radiculaire; c'est la portion où les cellules, encore très-jeunes, commencent à s'allonger. Dans ce cas, si la racine est oblique ou horizontale, elle ressemble au morceau de cire chauffé en deçà de son extrémité; mais si cette portion de tissus délicats se trouve si rapprochée du point de végétation qu'elle soit encore enveloppée de la coiffe radiculaire généralement plus raide, la courbure pourra être fort diminuée ou même tout à fait empêchée. Ces rapports ne sont pas exclusivement limités aux racines. J'ai montré que, lors de la germination de l'*Allium Cepa* et du *Phoenix Dactylifera*<sup>1</sup>, l'extrémité de la racine qui sort de la graine doit sa direction perpendiculaire à ce que la gaine du cotylédon, qui commence la première à s'allonger, se courbe, avec la concavité tournée en bas, entraînée évidemment par le poids de la racine. La courbure se fait de telle façon que la base de la gaine, et, par conséquent, le bourgeon, suivent le mouvement de la racine et gagnent une position verticale. Dans la fig. 9 *b* sont représentées différentes phases de la germination de l'*Allium Cepa*: *A* coupe longitudinale de la graine avec l'embryon et l'endosperme *e*; *B* commencement de la germination; la racine et un morceau du cotylédon sont déjà visibles; *C* coupe longitudinale d'un germe un peu plus développé, où le cotylédon *c*

<sup>1</sup> Bot. Zeitg. 1862, pl. IX, fig. 2 et 3; 1863, pl. III, fig. 11 et 13 et 1 à 6.

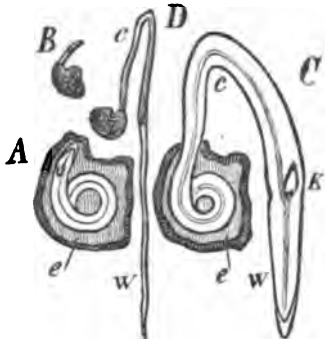


Fig. 9 b.

est déjà fortement courbé (*k* bourgeon; *w* racine); *D* plante dont la germination est presque terminée; le cotylédon *c* est complètement courbé; *w* racine. Les pédoncules de *Borrago officinalis* nous offrent un exemple analogue; leur tissu est assez mou et passif pour qu'ils se courbent sous le poids des boutons; l'origine de la plupart des fleurs pendantes est évidemment la même. Les papilles

de l'hymenium d'*Hydnum imbricatum* et *repandum*, les tubes de celui des *Boletus* et les lamelles des *Agarics* ont une tendance analogue à céder à la pesanteur. J'admets aussi, mais comme une simple hypothèse, que les courbures d'ovules anatropes et campylootropes sont, quelquefois au moins, dues à la même cause. Il n'y a rien d'in vraisemblable à supposer que, dans les tiges et les rameaux qui s'allongent encore, puissent se trouver des portions de ce tissu passif, et, suivant Hofmeister lui-même, il est fort possible que la courbure du bourgeon terminal des stolons de *Typha latifolia* soit due uniquement à l'influence de la pesanteur sur les tissus encore plastiques (cela n'est, en tous cas, vrai que du bourgeon du stolon encore enfermé dans la gaine des feuilles de l'axe principal). Si le bourgeon des jeunes plantes dicotylédones (p. ex. *Phaseolus*, *Ricinus*, *Vicia*, *Trapæolum*, etc.) pend d'abord à l'extrémité d'une tige couchée, c'est probablement parce que les tissus encore très-déliés cèdent sous son poids. Plus tard, la tension se manifeste, et alors le bourgeon se relève et reprend la position verticale.

Le fait que les organes unicellulaires comme les poils radiculaires de *Nitella*, des prothallium de fougères et des bourgeons de Marchantiées, suivent l'impulsion de la pesanteur comme les masses de tissus plus considérables, prouve que, dans les deux cas, il ne s'agit pas du contenu des cellules, mais de la flexibilité (absence de tension) des membranes. (Ce sont Hofmeister et Wigand qui ont les premiers fait ressortir l'importance de ce fait.) Dans un tissu pluricellulaire, les membranes, dans la portion qui se courbe, sont dans le même état que le point de végétation à l'extrémité du poil radulaire. C'est aussi par l'état semi-liquide de l'extrémité des racines qu'on explique comment celles qui rencontrent obliquement dans le sol une surface dure horizontale, non-seulement s'y appuyent forte-

ment, mais même s'y aplatissent au point de contact ; d'autres fois, elles prennent la forme d'un mince ruban lorsqu'il s'agit de pénétrer dans une ouverture étroite. Si la racine renfermée dans un sol résistant arrive perpendiculairement contre un obstacle, elle offre bientôt un renflement au-dessus du sommet organique ; les parties délicates pressées par les cellules plus âgées contre le sommet, qui ne peut plus avancer, doivent céder latéralement ; de pareils faits ne sont point rares dans les plantes en pots.

Lorsque le tissu passif d'un organe qui s'accroît est soumis à la fois à la pesanteur et à une force agissant horizontalement, sa position sera déterminée par la résultante des deux forces ; cela arrive, par exemple, lorsqu'on fait germer des graines sur un plan horizontal tournant autour d'un axe vertical (expériences de Knight) ; la force centrifuge ainsi développée agit horizontalement et cherche à chasser en dehors l'extrémité de la racine, mobile grâce à la partie délicate ; le tissu passif prend une position résultant de la pesanteur et de la force centrifuge, comme le ferait dans des circonstances analogues le fil d'un pendule. Naturellement, plus la vitesse de rotation augmentera, plus la racine se rapprochera de l'horizontale.

Lorsque les tissus que nous avons considérés jusqu'à présent sont devenus un peu plus âgés, les membranes ou les portions de membranes dans les organes unicellulaires perdent leur souplesse, et, dès lors, un nouvel état d'équilibre commence dans cette partie de l'organe. Les modifications introduites par la croissance varient dans les différentes couches de tissus parallèles du même axe ; les unes continuent à s'allonger et à s'accroître, tandis que les autres s'arrêtent bientôt ou du moins se ralentissent beaucoup. Ces différentes couches sont intimement unies les unes aux autres et entrent, par conséquent, dans un état de tension réciproque. Nous pouvons, pour simplifier, supposer que certaines couches n'ont jamais de tendance à s'allonger par elles-mêmes, et diviser par conséquent les différentes parties d'un même axe en couches qui s'allongent et en couches qui ne s'allongent pas. Dans les organes unicellulaires (entre-nœuds de *Nitella*, tubes de *Vaucheria*), qui croissent encore, ce sont les couches intérieures qui seules s'allongent, tandis que la cuticule à l'extérieur a depuis longtemps cessé de végéter activement ; comme ces deux couches sont intimement unies, la seconde suit passivement le mouvement de l'autre, jusqu'à ce que par son élasticité elle fasse équilibre à la tendance de sa compagne à s'allonger ; l'organe est donc plus court

que s'il était uniquement composé des couches intérieures et plus long que s'il était seulement cuticulaire; sa longueur est l'expression de la tension réciproque des différentes couches concentriques. Pour les organes pluricellulaires, la cuticule est remplacée par l'épiderme et les couches intérieures par le parenchyme. Dans le plus grand nombre des cas, la complication est beaucoup plus grande, parce que le parenchyme est traversé par des faisceaux fibro-vasculaires isolés, ou divisé en moelle et en écorce par un anneau ligneux. Dans tous les cas les faisceaux se conduisent comme la cuticule et perdent de bonne heure la faculté de s'allonger par eux-mêmes; ils suivent, autant que leur élasticité le permet, l'impulsion du parenchyme environnant. Si maintenant nous nommons, pour abrégé, le parenchyme actif ou les couches cellulaires qui lui correspondent, « corps érectile » et les parties passives quelles qu'elles soient (cuticule, épiderme, faisceaux ligneux) « couches passives, » nous pouvons poser les règles suivantes :

Lorsque la portion tendre et délicate d'un organe qui croît, devient plus âgée et commence à s'allonger rapidement, ses couches se séparent, parallèlement à l'axe, en actives et en passives. Si l'organe est oblique ou horizontal, il commence alors à se relever et le sommet est soulevé jusqu'à ce qu'il se trouve placé perpendiculairement au-dessus du point où se fait la courbure, ou jusqu'à ce que son poids fasse équilibre à la force qui le meut. S'il se trouve être très-pesant, il se peut que malgré la résistance des tissus, l'organe tout entier reste dans la position horizontale, ou soit, comme un bâton élastique chargé sur l'extrémité, courbé vers le bas. — L'origine de cette tendance des organes à se relever, doit être cherchée, suivant Hofmeister, dans le fait que le côté inférieur s'allonge plus que le côté supérieur<sup>1</sup>, qui devient par conséquent concave, tandis que le premier est convexe. Cet allongement plus considérable de la moitié inférieure ne vient pas d'un accroissement particulier du corps érectile, mais d'une augmentation de l'expansibilité des couches passives. Hofmeister donne de ce fait la preuve suivante : si la courbure est due à un effet direct du corps érectile, elle devra augmenter par suite de l'enlèvement des couches passives; si, au contraire, c'est l'augmentation de l'expansibilité de ces dernières

<sup>1</sup> La courbure ne provient pas d'un raccourcissement de la partie inférieure, puisque celle-ci, ainsi qu'Hofmeister l'a remarqué, s'allonge aussi, mais moins que l'autre (Hofmeister, l. c., p. 181).

qui est la cause du phénomène, la courbure, lorsqu'on les enlèvera, devra diminuer ou cesser tout à fait. C'est ce qu'il trouva en arrachant, à une feuille d'*Allium Cepa* qui était courbée<sup>1</sup> vers le haut, son épiderme. Ainsi l'activité du corps érectile étant la même des deux côtés, les couches passives inférieures acquièrent un plus haut degré d'expansibilité; par suite de ce fait les couches actives qui y correspondent s'allongent davantage, et la courbure commence. La cause première du phénomène est donc bien dans les couches actives; une partie de leur dilatabilité qui auparavant était employée à maintenir les couches passives, se trouve transformée en force vive et travaille à courber l'organe.

Si maintenant nous admettons que la tendance de certaines parties à se placer perpendiculairement à l'horizon est due uniquement aux différences de tension que nous venons de décrire, il s'ensuivra nécessairement que tout organe qui offre la même organisation doit, quels que soient d'ailleurs ses caractères morphologiques, posséder les mêmes propriétés. Ce fait se trouve confirmé d'une manière éclatante par la découverte d'Hofmeister, que les racines croissant encore ont aussi la propriété de se relever et cela dans la région qui est placée immédiatement au-dessus de celle qui se dirige vers le bas. En d'autres termes, sur un jeune organe, la même portion qui pendant un temps subissait passivement l'ascendant de la pesanteur, se trouve au bout de quelques heures, par suite du développement de ses tissus, dans des conditions telles que l'influence de la même force la relève. La chose se retrouvée aussi bien sur les premiers entre-nœuds des dicotylédones que sur les racines; la tension des tissus marche sur les jeunes tiges du collet vers les bourgeons. Au commencement les tissus sont assez mous pour fléchir sous le poids du bourgeon: la place de la courbure remonte toujours davantage jusqu'à ce qu'enfin (en général au moment de la sortie de terre) elle atteigne les parties qui précèdent immédiatement la plumule; la tension agit bientôt sur ces tissus et ne tarde pas à soulever le bourgeon lui-même.

Les différentes parties d'un organe étant ainsi suivant leur degré de développement courbées tantôt en haut tantôt en bas par l'effet de la pesanteur, la position de la courbure changeant constamment

<sup>1</sup> Voyez § 127 où il est démontré que la théorie d'Hofmeister et les faits qu'il cite à l'appui, doivent être modifiés.



avec l'accroissement, différentes circonstances secondaires peuvent faire prévaloir tantôt l'une, tantôt l'autre des directions : ainsi de conditions primitivement très-simples peuvent résulter une foule de positions, de directions et de courbures pour les organes. Si nous voyons généralement les organes souterrains (racines, stolons) se diriger obliquement ou perpendiculairement vers le bas, tandis que c'est le contraire dans les parties aériennes, j'attribue ce fait à la circonstance que la lumière (indépendamment de l'héliotropisme) favorise l'état de tension des tissus, tandis que dans l'obscurité les organes ont une tendance naturelle à rester dans l'état pultacé qui caractérise les parties très-jeunes. Et l'état de tension fût-il le même dans les deux classes d'organes, il est encore une circonstance qui suffirait pour expliquer leurs directions respectives. Le sommet des organes souterrains peut bien sous l'influence de la pesanteur pénétrer comme un liquide épais dans les plus petits interstices, mais la résistance du sol ne permettra jamais aux parties les plus âgées de le relever : il en est autrement pour les racines secondaires qui courent près de la surface : il leur arrive souvent dans l'obscurité de sortir du sol, de se soulever un peu, puis en continuant à croître le sommet retombe de nouveau (*Zea*, *Phaseolus*, jets de pomme de terre, *Helianthus tuberosus*, etc., croissant dans l'obscurité). Il n'y a rien de semblable dans les organes aériens ; aussi longtemps que leurs tissus sont mous, ils pendent ; mais lorsque la tension survient rien ne les empêche de se relever ; et plus tard, lorsque l'allongement a cessé, ils conservent la position qu'ils avaient acquise, grâce à la lignification ou à l'endurcissement général des tissus.

Ces deux circonstances suffisent à expliquer pourquoi dans les organes aériens la direction en haut est constante, tandis que tous les souterrains se dirigent vers le bas ; la direction horizontale devrait être dans les deux cas également rare ; elle ne se rencontre que dans les organes appendiculaires qui, sortis horizontalement des axes verticaux ont été empêchés par des circonstances accidentelles de se tourner positivement en haut ou en bas.

Dans les feuilles ordinaires, la tension des tissus paraît diversement distribuée à la surface supérieure et inférieure dans le pétiole, le limbe et les nervures ; de cette façon, même dans les positions les plus défavorables, les courbures occasionnées par la pesanteur suffisent toujours pour tourner la face supérieure du côté du zénith. Ce sujet mériterait d'être approfondi.

En général on remarque dans la distribution des tissus passifs et actifs un rapport évident avec le genre de vie de la plante et ses conditions d'existence, comme cela se voit dans l'héliotropisme. Le plus souvent cette dernière cause se combine avec la pesanteur pour donner aux organes aériens la position la plus favorable à l'accomplissement de leurs fonctions. Il n'est pas rare de rencontrer sur des organes allongés certaines régions offrant une structure particulière, qui conservent pendant longtemps la faculté de se tourner en haut, tandis que les parties intermédiaires sont déjà lignifiées ou tout au moins très-endurcies. Cela est, par exemple, très-frappant dans les coussinets des Papilionacées, qui conservent encore leur mobilité tandis que, soit la tige, soit les pétioles sont complètement enraidis. Le chaume des graminées nous en offre un exemple peut-être encore meilleur; les entre-nœuds et les gaines des feuilles sont bientôt tout à fait insensibles, tandis que les nœuds, c'est-à-dire les renflements arrondis de la base des gaines, conservent pendant longtemps une grande vitalité accompagnée d'une tension très-forte dans les tissus: lorsque les chaumes ont été renversés par le vent, les entre-nœuds et les gaines restent droits, mais les coussinets commencent à se courber en haut, et cela avec tant d'énergie que les deux bras du chaume finissent souvent par se trouver à angle droit: cela suppose que la portion inférieure du coussinet s'est allongée de plus du double de la portion supérieure. La même chose se passe quelquefois dans l'obscurité. Il arrive souvent que la portion à soulever a 2 ou 3 pieds de haut et se termine par un épi; la résistance agit alors sur un bras de levier très-long, tandis que la puissance n'en a qu'un très-court pour elle; cela est surtout frappant lorsqu'il s'agit de plantes de maïs avec des épis à moitié mûrs. Dans d'autres cas la force engendrée par la tension des tissus est bien moindre et n'est pas capable de supporter le poids de l'extrémité de la plante; la courbure en haut ne peut alors naturellement pas s'effectuer et le rameau pend; c'est ce qui arrive pour le saule pleureur qui doit son caractère à la longueur et à la ténuité de ses rameaux; les feuilles agissent ainsi sur un bras de levier exceptionnellement long et par là même plus flexible. Il faut, suivant Hofmeister, attribuer à une autre cause la direction en bas de certaines portions de tige, par exemple, des stolons



Fig. 10.  
Nœud de *Triticum*  
vulgare, courbé en  
haut, pris sur une tige  
horizontale dans l'ob-  
scurité.

de Typha, Sparganium, des rejets de *Equisetum*. Les différents tissus n'exercent dans l'intérieur des bourgeons aucune pression les uns sur les autres. Si de pareils rejets étaient dirigés primitivement en bas ou s'ils acquièrent cette position par suite du développement d'autres parties, ils continueront à croître dans cette direction, puisque le sol les empêche de se soulever; mais s'ils sont dans l'eau ou si, après la mort de l'axe principal, l'énergie de leur croissance augmente, les entre-nœuds, qui s'allongent à ce moment, se courberont en haut et le rejeton deviendra tige feuillée <sup>1</sup>.

On peut retrouver chez les champignons à chapeau les mêmes propriétés très-faciles à constater: si le style se trouve écarté de la ligne verticale, il se relève, grâce à la tension des tissus, très-énergiquement de manière à remettre le chapeau dans la position horizontale; s'il est trop court pour cela ou s'il rencontre un obstacle quelconque, le chapeau reste oblique, mais alors ce sont les aiguillons, les tubes, les lamelles de l'hymenium qui, en quelques heures, suivent l'effort de la pesanteur et se trouvent dirigés perpendiculairement en bas. Dans d'autres plantes, telles que les mousses, les tissus s'endurcissent très-rapidement et sont ainsi remarquablement insensibles à l'action de la pesanteur; on en rencontre souvent qui sortent de parois de rochers, dirigées horizontalement ou obliquement en bas et qui ne se relèvent pas du tout. On peut attribuer à une cause analogue le fait déjà observé par Du Hamel que le gui ne montre presque pas de tendance à se courber vers le haut.

Jusqu'à présent, nous n'avons parlé que de l'état intérieur des tissus, et nous avons toujours désigné la force qui de l'extérieur agit sur eux simplement comme la pesanteur. Il reste encore deux points à examiner: 1° Quelles raisons avons-nous pour croire que c'est la pesanteur qui agit sur l'état de tension? 2° Si c'est bien à elle que sont dues les courbures vers le haut, de quelle manière agit-elle? La première de ces questions n'a pas été jusqu'à présent suffisamment approfondie, et la seconde n'a jamais été soulevée.

C'est une idée répandue chez beaucoup d'auteurs que les expériences de rotation de Knight ont positivement prouvé l'influence de la pesanteur sur la direction des tissus des racines. C'est aller trop loin; ces recherches, sans doute très-importantes, démontrent seulement qu'une force à peu près verticale agit sur les plantes, et rien de plus; elles n'ont jamais prouvé positivement que cet effet fût

<sup>1</sup> Voyez Hofmeister, l. c., p. 206 et 207.

*tout à fait* perpendiculaire. Le seul résultat auquel Knight lui-même attachât de l'importance était la preuve de l'action d'une force extérieure sur la direction des plantes; il n'avait pas même besoin de ses expériences pour être persuadé de ce fait. — Pour démontrer d'une manière satisfaisante l'intervention de la pesanteur, il faut prouver les deux points suivants: 1° La direction de la force en question coïncide exactement avec celle du pendule dans le lieu où l'on se trouve. 2° L'intensité de cette force correspond avec la valeur connue de l'intensité de l'attraction terrestre. — C'est ce qui n'a pas encore été fait, et ce n'est probablement pas par les expériences de rotation qu'on y arrivera. Il faudrait pour cela montrer par des calculs que la direction oblique qu'adoptent, dans ce cas, la racine et la tige du germe est exactement déterminée par la pesanteur et la force centrifuge. Mais lorsqu'on réfléchit à la difficulté de préciser la direction véritable d'un corps aussi irrégulier que l'axe d'un germe, on comprendra que ce n'est que par hasard que les résultats calculés et observés peuvent coïncider; les calculs de Wigand<sup>1</sup> s'écartent tellement des valeurs qu'il a observées, qu'on peut tirer de son travail des résultats tout contraires à la preuve qu'on y cherche. Les expériences faites, soit sur un plan vertical, soit sur un plan horizontal, montrent seulement que la force agit de *bas en haut*, ce qu'on prouve en renversant une graine pendant sa germination, comme l'a fait Du Hamel. En deux mots, les expériences de Knight n'ont rien fait pour prouver que la force en question fût la pesanteur, et sur le terrain des probabilités elles ne donnent pas même des résultats aussi nets que d'autres faits.

Tous les tissus sans tension (extrémités des racines, hymenium des champignons à chapeau) qui se courbent en bas ont si bien l'air de substances qui, à cause de leur délicatesse, fléchissent sous leur propre poids, que, pour moi, je regarde cette vraisemblance comme une preuve suffisante. Quant aux tissus érectiles qui se courbent dans l'autre sens, l'observation journalière montre qu'ils sont sous l'influence d'une force à peu près perpendiculaire. Un seul fait rend vraisemblable la similarité de cette force avec la pesanteur: c'est que les mêmes plantes offrent relativement à l'horizon les mêmes directions sous toutes les latitudes et sous toutes les longitudes; mais ce fait n'est vrai qu'aussi longtemps que personne ne l'a contredit. Si l'influence qui détermine la position des plantes n'était pas parallèle au rayon terrestre, leurs directions varieraient d'un lieu à

<sup>1</sup> L. c., p. 149.

l'autre, et cela aurait frappé les voyageurs. Toutes ces considérations ne regardent que la *direction* de la force en question; nous n'avons aucun motif sérieux pour comparer son intensité avec celle de la pesanteur. Malgré cela, je suis persuadé avec beaucoup d'autres que c'est bien l'attraction terrestre qui détermine les différentes directions des plantes; si ce n'était pas cette force, je ne saurais à laquelle l'attribuer; mais, je le répète, les expériences de Knight ne nous apprennent rien sur sa nature.

Nous ne savons rien de ce qui se passe dans l'intérieur des tissus passifs, lorsque, sous l'influence de la pesanteur, ils se courbent en bas; quant aux courbures vers le haut, les données d'Hofmeister sur leurs causes mécaniques nous ont déjà fait connaître que c'est sur les couches passives du côté inférieur, devenu convexe, que se porte l'effet de la pesanteur; il reste seulement à expliquer comment il se fait que, sur un organe oblique ou horizontal, cette force diminue l'élasticité des couches passives profondes plus que celles des superficielles. La différence, ainsi introduite entre l'élasticité de l'épiderme de la face supérieure et inférieure, est beaucoup trop grande pour être expliquée par le plus ou moins grand éloignement du centre de la terre; il faut admettre que cette différence est due à des causes inhérentes à l'organe lui-même, et que l'intensité de la pesanteur est identiquement la même dans les deux points. Si la courbure était due à une augmentation de l'activité du corps érectile inférieur, on pourrait, avec Knight, l'expliquer par une nutrition plus abondante, ou simplement par l'emmagasinement d'une plus grande quantité d'eau dans la membrane cellulaire de ce côté-là; on pourrait, par exemple, dire que, dans un rameau horizontal de *Nitella*, toute la masse de la sève pèse sur la paroi inférieure<sup>1</sup>; l'eau est ainsi pressée contre la membrane avec une force proportionnelle au diamètre intérieur de la cellule (hauteur de pression du liquide); elle pénètre entre ses molécules, les sépare les unes des autres et ainsi peut produire un allongement très-sensible. Le même raisonnement pourrait facilement s'appliquer aussi aux tissus pluricellulaires. Mais cette explication doit être abandonnée<sup>2</sup> en ce qui concerne la

<sup>1</sup> Tout ce raisonnement repose sur le fait trouvé par Hofmeister que l'allongement des corps érectiles ne repose pas sur une pression de la sève contre la membrane mais plutôt sur la tension réciproque des molécules de la membrane. Voyez le chap. « Tension des tissus. »

<sup>2</sup> Depuis la publication de l'édition allemande de cet ouvrage, l'auteur s'est toujours plus convaincu de l'exactitude de l'explication qu'il va donner. Il a trouvé de nombreux faits qui confirment sa théorie. Voyez à ce sujet la fin du § 127.

cause première de la courbure, puisque ce qu'il s'agit de montrer, c'est comment s'augmente l'expansibilité des couches passives inférieures. Je crois cependant qu'on peut aussi, dans ce cas, appliquer une théorie à peu près analogue à la précédente. Pour tenir compte des idées d'Hofmeister, nous supposerons que les couches cellulaires érectiles sont constamment saturées par un excès d'eau venant de la sève. Cela posé, représentons-nous une cellule cylindrique (*Vaucheria*, *Nitella*) placée horizontalement; en cheminant de haut en bas, nous y trouvons les couches suivantes :

- 1° Couche passive (cuticule supérieure) ;
- 2° Corps érectile (couches cellulaires internes) ;
- 3° Contenu de la cellule (protoplasma et sève) ;
- 4° Corps érectile (couches cellulaires internes) ;
- 5° Couche passive (cuticule inférieure).

La cellule est complètement turgescente, et les couches celluloses intérieures possèdent, en outre, un pouvoir d'imbibition énergétique, grâce auquel l'eau de la sève est absorbée avec une force égale dans les couches 2 et 4. Dans une cellule horizontale, le poids de la molécule d'eau doit aussi entrer en ligne de compte. Quel que soit le pouvoir d'imbibition des couches 2 et 4, la molécule d'eau aura toujours, grâce à la pesanteur, une tendance à descendre. A cela viendra se joindre la pression que la sève (couche 3) exerce sur la couche 4. Entraînées par leur propre poids et par cette pression, les molécules d'eau de la couche 4 tendront donc à descendre, et cela d'autant plus que la couche 4 est complètement saturée, et que toute perte qu'elle subit est immédiatement compensée par la sève. Les couches 1 et 5 n'ont qu'une faible tendance à absorber de l'eau; l'excès, quelque faible qu'il soit, qui pénétrera dans la couche 5, établira donc tout de suite une différence marquée avec la couche 1. Le poids des molécules d'eau renfermées dans la couche 4 et la pression de la sève suffiront pour produire cet excès. Par suite de la pénétration de l'eau dans la couche 5, l'attraction réciproque de ses molécules, c'est-à-dire son élasticité, sera diminuée et son expansibilité augmentée. Quelque petite que soit la quantité d'eau absorbée par la couche 5, quelque faible que soit l'augmentation de son expansibilité, cependant, grâce à la forte tension qui existe entre les couches 4 et 5, celle-ci s'allongera un peu. A cela vient se joindre le fait que, dans un organe qui croît, la tension du corps érectile est assez forte pour chercher constamment à allonger la couche passive jusqu'au delà de sa limite d'élasticité; dès que cela

est arrivé, les molécules de la couche 5 entrent dans un nouvel état d'équilibre; elles sont un peu plus éloignées les unes des autres, et absorbent une nouvelle quantité d'eau; la couche devient par là de nouveau plus expansible; la même série de phénomènes se répète ainsi sans interruption et doit finir par produire un effet marqué. Il est facile aussi de se représenter que, sur une plante tournant sur un plan horizontal, la force centrifuge se combine avec la pesanteur; les molécules d'eau sont chassées vers la périphérie; il y en a une forte proportion d'absorbée dans le côté extérieur de la cellule, et de là résulte une courbure convexe vers l'extérieur.

Si cette théorie est exacte, elle est aussi bien applicable aux tissus pluricellulaires qu'aux cellules isolées, et le lecteur lui-même peut en faire l'application.

Le moyen le plus simple de prouver qu'une force provenant de l'extérieur, dans une direction à peu près verticale, agit sur les parties des plantes qui croissent, est celui qui a déjà été employé par Du Hamel: placer des germes dans différentes positions par rapport à l'horizon. Il est bon d'expérimenter dans l'obscurité pour éviter les courbures dues à l'héliotropisme; il faut autant que possible que l'humidité soit la même de tous les côtés, pour écarter le soupçon d'une cause pareille de courbure: les plantes aquatiques offrent donc certains avantages. Voici le mode d'expérimentation que j'ai trouvé à la fois le plus commode et le plus concluant :

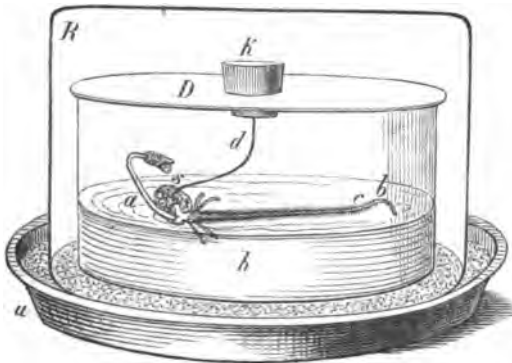


Fig. 11.



Fig. 12.

Dans les figures 11 et 12, *u* est un plat rempli de sable fin, sur lequel repose un bocal de verre *F* avec de l'eau *h*: un couvercle *D* (fig. 11), ou un bouchon *k* (fig. 12), ferme exactement le vase afin que l'intérieur soit

saturé de vapeur. Dans les deux cas, à travers le bouchon *k*, passe un fil métallique *d* à l'extrémité duquel est fixée la graine germante *s*. Les bocaux de verre sont recouverts par des récipients de carton noirci *R*, qu'on enfonce un peu dans le sable. Si la température est favorable, on peut déjà au bout de six à dix heures enlever les récipients et observer les résultats dans l'appareil transparent. Les figures 11 et 12 représentent des germes de *Trapaëolum majus*, qui ont passé une nuit dans l'appareil par une température de  $+ 12^{\circ}$  C. Dans les deux cas, les jeunes tiges *a* se sont courbées en haut dans les parties de leurs tissus déjà douées de tension: les parties plus jeunes ont été ainsi soulevées, mais l'extrémité qui est tout à fait passive fléchit encore sous le poids des petites feuilles. Dans la fig. 11 la racine avait été placée dans une position aussi horizontale que possible et au commencement de l'expérience, sa longueur allait jusqu'en *b*; pendant la nuit elle s'est allongée, et la portion nouvelle est inclinée vers le bas; la partie immédiatement précédente *c*, a pendant ce temps acquis de la tension, et s'est soulevée jusqu'en *b*; à partir de ce point il y a eu flexion. Dans la fig. 12, la plante fut placée perpendiculairement mais renversée: toute la portion, soit de la racine principale *b*, soit des racines secondaires qui poussa pendant la nuit, s'inclina immédiatement et se dirigea vers le bas. — Une pareille expérience peut se prolonger pendant six ou huit jours; dans la fig. 12 l'extrémité des racines finit alors par atteindre l'eau, tandis que la tige se relève jusqu'au bouchon.

La propriété de changer immédiatement de forme sous l'influence de la pesanteur ne se rapporte jamais qu'à une portion très-courte vers l'extrémité de la racine (Hofmeister, l. c., p. 200). La position de ce disque change constamment, grâce à l'endurcissement des portions de tissus plus âgées et à la multiplication des cellules au point de végétation dans l'intérieur de la coiffe. Suivant la longueur de ce disque, son degré de mollesse et la durée de cet état, la flexion est plus ou moins complète. En tous cas, elle ne tarde pas à être modifiée par la tension des tissus qui apparaît en même temps que les cellules s'allongent. Si, par exemple, la courbure représentait un angle aigu, elle se transforme par l'allongement en un arc. Suivant Hofmeister, dans les racines principales de Légumineuses et de Crucifères, la portion plastique est très-courte et immédiatement derrière elle les cellules s'allongent considérablement. Dans les racines aériennes des Orchidées, au contraire, cet allongement est très-faible; la portion plastique est longue de 0,5 à 1<sup>mm</sup> et une racine placée horizontalement se courbe subitement et franchement à cette place. Dans les racines adventives des germes de *Secale* et de *Zea*, la portion plastique atteint une longueur de 0,5 à 0,8<sup>mm</sup>; derrière elle l'allongement des cellules est très-marqué. Les observations suivantes d'Hofmeister offrent un intérêt particulier<sup>1</sup>. C'est l'allongement des parties qui ne sont plus plastiques, dans une direction donnée, qui fait que les racines secondaires ou d'un ordre plus élevé s'écartent si souvent de la perpendiculaire. Sur les germes de pois, il a compté 35 à 59 cellules dans la longueur sur une racine secondaire, avant qu'elle fût hors de la

<sup>1</sup> L. c., p. 201.



racine principale ; dans une plante de lentille il y avait 24 à 35 cellules : sur le morceau correspondant d'une racine secondaire après sa sortie de l'axe principal, et lorsqu'elle lui était encore perpendiculaire, le nombre des cellules n'avait guère augmenté ; pour le pois : 46 à 61 ; pour la lentille : 27 à 38 ; c'était à la 47-62 ou à la 28-39, que commençait la flexion. La racine étant alors oblique ou horizontale, la tendance au soulèvement commence à se faire sentir dans les parties plus âgées, où les tissus sont déjà en état de tension : « Un morceau d'écorce détaché des racines croissant obliquement en haut de *Pothos longifolia* ou de *Latania borbonica* devient fortement concave vers l'extérieur ; une racine dépouillée de son écorce et fendue longitudinalement devient concave sur les faces de la section. J'ai observé des faits semblables sur les racines de *Zea Maïs* ; celles de deuxième et troisième ordre sortent souvent du sol. »

Enfin dans les petites racines d'ordre supérieur, il faut tenir compte de la circonstance que, grâce à la multiplication très-lente des cellules, la portion plastique est très-courte et reste enfermée dans la coiffe. Hofmeister prétend distinguer facilement les racines d'ordre inférieur et supérieur dans les dicotylédones par le fait que dans ces dernières, les tissus sont en état de tension beaucoup plus près du sommet. « La coiffe radriculaire qui chez les dicotylédones s'étend beaucoup plus haut que chez les monocotylédones ou les cryptogames vasculaires, atteint sur les racines de troisième ordre de *Pisum sativum*, *Phaseolus vulgaris*, un point où les cellules verticales ont déjà acquis leurs dimensions définitives et ne sont par conséquent plus plastiques ; la même chose sur les racines d'ordre supérieur d'*Helianthus annuus*, de *Trapæolum majus*, de *Pinus sylvestris*, qui sortaient de terre. Sur la racine principale du germe des mêmes plantes, le rapport est tout autre : à l'extrémité supérieure de la coiffe, les cellules verticales n'ont pas encore atteint  $\frac{1}{6}$  de leur longueur définitive. Je crois être dans le vrai en attribuant à cette cause la course horizontale de certaines racines dans le sol. »

Les données passablement extraordinaires de Pinot et de Payer sur la pénétration des racines dans le mercure ont été déjà contredites par Durand et Dutrochet. Hofmeister<sup>1</sup> examine à ce propos si l'extrémité des racines peut, dans un liquide doué d'un poids spécifique supérieur au sien propre, exécuter des courbures dirigées en bas : ses expériences lui ont fourni une réponse négative. En réponse aux idées de Wigand<sup>2</sup>, Hofmeister a expliqué d'une manière très-naturelle l'entrée des racines dans le sol. L'extrémité plastique très-courte s'introduit comme un liquide sirupeux dans les pores du sol ; elle y est aidée par la tension des parties plus âgées qui la poussent en s'allongeant ; la portion qui a pénétré dans le sol ne tarde pas à s'épaissir, et tend ainsi à séparer les unes des autres les molécules de terre : ces phénomènes sont souvent encore facilités par les poils des parties plus âgées qui arrivent au sol en même temps que l'extrémité de la racine.

<sup>1</sup> L. c., p. 203, où sont aussi résumées de nombreuses données bibliographiques.

<sup>2</sup> Wigand, l. c., p. 140.

Pour démontrer expérimentalement les courbures en haut exécutées sous l'influence de la tension des tissus par certaines parties des racines, Hofmeister fixe au moyen d'aiguilles piquées dans les cotylédons et dans le collet, des germes de pois sur des planchettes de sapin : la racine principale doit être aussi droite que possible, longue de 20 à 30<sup>mm</sup> et reposer sur la planchette. Il place l'appareil horizontalement dans une boîte en métal fermant bien et dont l'air est saturé de vapeur d'eau. La température étant de 11° à 13° R., les racines s'élevaient déjà au bout de cinq à huit heures au-dessus de la planche, par un angle de 20 à 30°. La courbure s'exécutait sur une portion assez courte située à environ 10<sup>mm</sup> du collet : le reste de la partie soulevée restait droit ; au bout de dix à dix-huit heures, le sommet qui s'était un peu allongé, commençait à fléchir. Le résultat fut le même sur des *Lepidium sativum*, *Vicia sativa*, *Zea Maïs*, dont les racines n'avaient que 4 à 10<sup>mm</sup> de longueur. La distance du point de courbure au sommet était :

chez le <i>Lepidium sativum</i>	de 1,5 à 3 <sup>mm</sup>
» le <i>Pisum sativum</i>	» 5 » 11
» la <i>Vicia sativa</i>	» 2 » 4

Tout en laissant de côté d'autres exemples cités par Hofmeister<sup>1</sup>, je dirai seulement que, au bout de dix-huit heures, la courbure des racines de *Pisum sativum* s'élevait de 45 à 66°.

Il est bon de faire remarquer à ceux qui voudraient répéter ces expériences qu'il ne s'agit ici que de la racine proprement dite ; il faut fixer bien solidement la partie hypocotylée pour ne pas que ses courbures viennent déranger le résultat.

Pour constater la sensibilité particulière des coussinets de feuilles à mouvements périodiques de Papilionacées, dont j'ai parlé plus haut (*Phaseolus*), il suffit de laisser développer les germes dans un vase plein de terre, jusqu'à ce que les feuilles primordiales et une ou deux feuilles ordinaires soient développées. On retourne alors le vase au-dessus d'un cylindre de verre dans lequel se meut librement la plante renversée ; on recouvre d'un récipient de carton léger. Au bout de quatre à six heures, les coussinets inférieurs se sont déjà complètement relevés, position que la comparaison avec les plantes droites maintenues dans l'obscurité montre bien n'être due qu'à la pesanteur.

La fig. 12 b représente une plante qui a été soumise à l'expérience ; les coussinets *P*, *P*<sub>1</sub>, *P*<sub>2</sub>, qui occupaient auparavant la position indiquée par les flèches se sont, comme on le voit, complètement relevés au bout de quelques heures.

La courbure vers le bas de l'extrémité des rejetons d'*Ampelopsis* et de vigne pendant leur croissance, n'est pas due, suivant Hofmeister<sup>2</sup>, au poids du bourgeon mais à l'héliotropisme négatif ; je ne sais si l'on peut en dire autant des pousses printanières de *Carpinus Betulus*, etc.

En nous appuyant sur ce que nous connaissons maintenant de l'action

<sup>1</sup> L. c., p. 188.

<sup>2</sup> L. c., p. 208.

de la pesanteur sur les plantes, il nous sera facile de comprendre les nombreuses observations de Bonnet<sup>1</sup> sur la direction des végétaux (v. en particulier table 14 à 18); elles



Fig. 12 b.

seront très-instructives pour les commençants; il s'est en particulier attaché à représenter les courbures des pétioles, sur lesquelles Calandrini a le premier attiré l'attention; à la fig. 18 se trouve une plante dont le sommet organique a été fixé tandis que les parties inférieures étaient libres, et qui a, par suite des courbures, pris une forme très-extraordinaire.

Il est à peine nécessaire de faire remarquer que les effets de la pesanteur et de la force centrifuge se font d'autant mieux sentir que la température est plus favorable à la vie de la plante; cette circonstance non-seulement accélère la division des cellules et par là la formation des tissus plastiques, mais elle augmente aussi l'allongement et par conséquent la tension des tissus et les courbures en haut.

L'influence d'une nourriture abondante sur les directions occasionées par la pesanteur est également facile à constater. Il est bien connu que souvent après l'enlèvement du sommet de la tige principale, un rameau horizontal ou oblique se relève et vient remplacer l'organe perdu; ce fait se réalise souvent dans la nature. Par l'enlèvement du sommet on augmente beaucoup la quantité de substances élaborées qui atteint la pousse latérale; celle-ci se met à croître avec vigueur, la tension des tissus est augmentée, et ainsi toutes les circonstances favorables à la courbure en haut se trouvent réalisées. — De la même façon une augmentation de nourriture favorise la tendance des racines à se diriger en bas; on s'en assure facilement en observant la germination du gland.

Lorsque la racine principale se développe d'une manière normale, les racines secondaires en sortent à angle droit et, d'après les motifs exposés par Hofmeister, continuent à croître à peu près horizontalement. Si la racine principale se brise lorsqu'elle a atteint une longueur de 2 à 5 cent., une ou deux des racines secondaires prennent sa place; elles s'épaississent beaucoup plus que les autres et à leur

<sup>1</sup> Usage des feuilles, chap. 2.

extrémité les cellules se multiplient comme elles le faisaient sur la racine principale; la plasticité de leurs tissus est augmentée et bientôt elles commencent à se diriger en bas.

§ 32 b. *Influence simultanée de la pesanteur et de la force centrifuge.*  
 Une étude vraiment complète des phénomènes engendrés par cette combinaison de forces ne pourrait être faite qu'avec l'aide des mathématiques; mais il n'est pas besoin de tant de peine pour comprendre les observations qui ont été faites jusqu'à présent; il suffit de citer un certain nombre de cas qui peuvent se présenter. On arrive facilement à saisir ces rapports assez compliqués, en fixant à la périphérie d'un disque tournant autour d'un axe des morceaux de fils métalliques très-flexibles; dans différentes portions du disque, on leur fait prendre les différentes courbures qu'offriraient dans une situation analogue des racines et des entre-nœuds de germes sous l'influence de la pesanteur. On représentera encore plus exactement l'extrémité des racines, en adaptant au disque un morceau de cire à cacheter cylindrique ou conique; on le chauffe jusqu'à ce qu'il devienne pâteux et flexible; on le soumet à l'influence d'une rotation perpendiculaire ou horizontale plus ou moins rapide. Par ces moyens bien simples on obtient une représentation assez exacte des résultats qu'offrirait la réalisation des principes posés par Hofmeister; assez exacte, disons-nous, pour pouvoir y comparer ce qu'on observe en réalité sur les jeunes plantes.

Supposons d'abord l'axe de rotation horizontal et le plan, par conséquent, vertical. Les fils métalliques sont fixés à la périphérie par leur milieu; une moitié représente la tige et l'autre la racine ou, plus spécialement, l'extrémité de la racine; pour simplifier, nous ne tenons d'abord aucun compte du relèvement possible des racines; nous supposons que (comme c'est le cas dans les plantes) le point où se fait la courbure avance constamment (c'est-à-dire s'éloigne du point où le fil est fixé) mais lentement, et qu'un certain temps est nécessaire pour qu'une courbure se manifeste.

Examinons d'abord le cas où le disque vertical se meut très-lentement et avec des interruptions; la lenteur du mouvement de rotation est si grande, que les forces agissant dans la tige et dans la racine ont toujours le temps de produire une courbure véritable, et même avant qu'un mouvement marqué se soit fait sentir, les parties susceptibles de se courber ont un peu avancé par la croissance. La force centrifuge ne joue ici aucun rôle, puisque le mode de mouvement adopté n'en développe pas. Déplaçons maintenant le disque

de 45° à la fois et courbons chaque fois le fil, une moitié perpendiculairement en haut, une moitié perpendiculairement en bas, en nous rapprochant à chaque opération de l'extrémité respective; au bout d'un tour, chaque moitié du disque offre une spirale dont les angles s'arrondiraient si l'on diminuait les 45° parcourus à chaque mouvement. La spirale de la racine est homodrome avec celle de la tige, que le fil fût primitivement placé parallèlement à l'axe de rotation ou au rayon, ou tangentiellement à la périphérie. — Si l'on fait tourner le fil sur lui-même dans les conditions que nous venons de décrire, il prendra une forme analogue à celle qu'il avait lorsqu'il était placé sur la périphérie parallèlement à l'axe de rotation.

Supposons maintenant, comme second cas, que le disque perpendiculaire exécute un mouvement toujours par secousses, de manière qu'il n'y ait pas de force centrifuge, mais si rapidement que les positions opposées en bas, en haut, à droite, à gauche, sont atteintes avant que courbure ou accroissement soit manifeste, aucune courbure ne sera possible, puisque le fil métallique qui représente la plante, aura toujours atteint un point opposé avant d'avoir adopté la position correspondante au point précédent.

Imaginons, pour le troisième cas, que la rotation n'a plus lieu par secousses mais d'une manière continue; la rapidité est assez grande en chaque point de la périphérie pour développer une force centrifuge marquée, en même temps, les parties susceptibles de se courber parcourent les points opposés si vite que la pesanteur ne peut pas exercer d'influence; le résultat sera donc le même que si la pesanteur n'existait pas et que la force centrifuge seule agit sur les parties en question. L'extrémité délicate des racines se dirigera vers l'extérieur suivant le rayon; les parties de la tige douées de tension tourneront, par contre, leur convexité vers l'extérieur et leur sommet, le bourgeon se rapprochera du centre de rotation; en appliquant ici ce que j'ai dit plus haut de l'influence de la pesanteur sur l'augmentation de l'expansibilité dans l'épiderme inférieur, nous pourrions nous représenter les molécules d'eau chassées par la force centrifuge dans la direction du rayon, pénétrant dans la paroi extérieure, et en augmentant l'expansibilité; dès qu'une portion sensible de tige se trouve dans la direction du rayon, tout motif pour qu'elle se courbe disparaît à l'instant. Sous l'influence de la force centrifuge, le plan de rotation étant perpendiculaire, la plante prend donc la même position que si une force appliquée au centre du disque attirait le bourgeon à elle, tandis qu'elle chasse la racine

vers l'extérieur. Pour le quatrième cas, supposons une rotation continue mais irrégulière; un point du disque irrégulièrement chargé à la périphérie se meut de telle façon qu'à la partie supérieure, il atteint son minimum de rapidité; de là il descend toujours plus vite, jusqu'à la partie inférieure où est le maximum; il commence alors à remonter toujours plus lentement. Un germe fixé à ce point sera, pendant une partie du chemin, soumis plus longtemps à la pesanteur que pendant l'autre; la racine se tournera donc vers le bas, d'autant plus facilement que la force centrifuge est moindre dans la partie où le mouvement se ralentit. Si des germes sont fixés en différents points de la périphérie, au bout d'un certain temps toutes les racines s'éloigneront plus ou moins de la portion la plus lourde, tandis que les tiges s'en rapprocheront sous différents angles. Si l'on donne au disque, après l'effet produit, la position qu'il occupait lorsque le mouvement était le plus lent, c'est-à-dire la partie la plus lourde en haut, tous les germes auront leurs racines tournées obliquement vers le bas; la plante qui se trouve sur le même diamètre que le point le plus lourd, à son autre extrémité sera seule dans la direction du rayon avec sa racine dirigée vers l'extérieur et perpendiculaire, parce qu'au moment du mouvement le plus lent, cette racine se trouvait en bas et que, pendant le plus rapide, la pesanteur était exactement opposée à la force centrifuge; les effets intermédiaires se détruisent. Ce seront les plantes placées à  $90^\circ$  du point le plus lourd qui s'écarteront le plus du rayon, parce qu'au moment de la rotation la plus lente, elles étaient horizontales; la pesanteur les courbait ainsi très-facilement.

Si l'on suppose maintenant que le germe se trouve dans l'axe de rotation lui-même, ou plutôt que l'axe mathématique de la plante coïncide avec celui de rotation, l'effet sera le même que dans les deux derniers cas; seulement l'influence de la force centrifuge sera plus compliquée. Son intensité sera presque insignifiante, lorsque la rapidité angulaire des différents points de l'épiderme ne sera pas trop grande; mais déjà alors l'effet sera différent sur la tige et sur la racine: sur la tige, qui tourne autour d'elle-même, les points opposés seront semblablement influencés par la force centrifuge; l'augmentation de l'expansibilité des couches passives est la même des deux côtés; le résultat sera donc tout simplement que l'épiderme étant partout plus dilatable, le parenchyme s'allongera plus vite et l'accroissement sera accéléré. D'un autre côté, les parties plastiques de la racine devront céder à l'influence de la force centrifuge qui

agit sur tous les points de la périphérie, et elles formeront ainsi un bourrelet derrière la coiffe radulaire. Ces conséquences n'ont pas été observées, mais théoriquement c'est ainsi que les choses doivent se passer. Dans une expérience inédite où la force centrifuge agissait suivant la longueur de la racine, Hofmeister a produit un allongement des parties délicates; ce résultat prouve la possibilité de ce que j'ai énoncé ci-dessus.

L'effet de la rotation sur l'extrémité des racines dans les trois derniers cas peut être reproduit très-exactement sur un morceau de cire à cacheter ramolli au-dessous de son sommet; j'emploie pour ces expériences un disque de verre rond de 8 cent. de diamètre; au milieu est un trou fermé par un bouchon que traverse l'axe de rotation, représenté par un tube de verre mince; les doigts suffisent parfaitement pour imprimer la rotation. On obtient aisément une vitesse irrégulière en fixant un corps lourd à un point de la périphérie.

Tandis qu'au moyen de la rotation autour d'un axe horizontal, on peut soustraire les plantes à l'influence de la pesanteur ou la faire agir de différentes manières et à différents degrés, les choses se passent tout autrement lorsque la rotation a lieu autour d'un axe perpendiculaire; la plante fixée à la périphérie reste alors constamment soumise à l'influence de la pesanteur, puisque c'est toujours le même côté qui se trouve en bas. La force centrifuge qui agit horizontalement est à angle droit avec la pesanteur, et les courbures de la plante doivent se faire suivant la résultante de ces deux forces. Comme la pesanteur est parallèle à l'axe de rotation et que la force centrifuge agit vers l'extérieur, les courbures devront se faire dans un plan qui contienne l'axe et qui coupe le disque suivant un rayon. La racine se dirigera vers l'extérieur et la tige vers l'axe. En augmentant la rapidité de rotation et la longueur du rayon, on augmentera la force centrifuge; la plante se rapprochera donc toujours plus de la position horizontale, sans l'atteindre jamais. — Une plante fixée à la périphérie d'une roue horizontale qui se meut par secousses (il n'y a donc pas de force centrifuge) sera sous l'influence directe de la pesanteur, et, malgré le changement de son azimuth, se comportera comme une plante enracinée.

Après l'exposé qui précède, il suffit de mentionner en quelques mots les expériences de rotation qui ont été faites jusqu'à présent. J. Hunter<sup>1</sup> paraît s'en être déjà occupé, mais c'est Knight<sup>2</sup> qui, le premier, les a

<sup>1</sup> De Candolle, *Physiologie*, II, 820.

<sup>2</sup> *Philos. transactions. London*, 1806, p. 99.

poussées un peu loin. Il fixait les graines germantes à la périphérie d'une roue perpendiculaire arrosée et mise en mouvement par l'eau d'un ruisseau. La roue avait 11 pouces de diamètre et faisait 150 tours par minute; les racines de fèves de jardin cédèrent à l'effort de la force centrifuge et se dirigèrent vers l'extérieur suivant un rayon; la jeune tige se tourna vers le centre de rotation. Sur la périphérie d'une roue horizontale mise en mouvement par un moulin (11 pouces de diamètre), la tige se dirigea vers l'intérieur et la racine vers l'extérieur; avec une vitesse de 250 tours par minute elles s'écartèrent de 10° de l'horizontale, l'une au-dessus, l'autre au-dessous; avec 80 tours seulement, l'écart était déjà de 45° de chaque côté. — Dutrochet<sup>1</sup> plaça les jeunes plantes dans un ballon de verre humide tournant autour d'un centre au moyen d'un mouvement d'horlogerie. Avec le plan de rotation vertical, il obtint sur le *Pisum sativum* et la *Vicia sativa* les mêmes résultats que Knight; le diamètre étant 38 cent. et le nombre des tours 120 par minute, les jeunes plantes étaient tout à fait horizontales; il ne faut pourtant pas prendre cette expression dans son sens mathématique. Il répéta aussi l'expérience de Hunter, et montra qu'un germe de *Vicia sativa*, placé dans le prolongement d'un axe de rotation à peu près horizontal, développait ses tiges et ses racines dans la direction de ce dernier; seulement elles s'écartaient de l'horizontale, l'une en haut et l'autre en bas, toujours un peu moins que lui, même quand son angle n'était que de 1° 30'.

Sur une roue perpendiculaire de 20 cent. de diamètre, se mouvant irrégulièrement et très-lentement, il fixa deux ballons de verre à des points opposés de la périphérie et l'un au centre de rotation; tous les trois contenaient des graines de *Vicia sativa*. La roue employait 66 secondes pour une moitié du tour et 54 pour l'autre. Les germes se placèrent perpendiculairement au diamètre qui, d'un côté, restait le plus longtemps exposé à la pesanteur, tandis que de l'autre il y échappait plus rapidement. « Les racines étaient perpendiculaires sur le côté qui restait le plus longtemps tourné vers la terre, et le bourgeon sur celui qui restait le plus longtemps vers le zénith. Si l'on regardait<sup>2</sup> l'appareil au moment où le ballon le plus lourd montait et où le diamètre à l'extrémité duquel il était fixé était horizontal, toutes les racines se dirigeaient verticalement vers le centre de la terre et les jeunes tiges vers le ciel. »

Wigand<sup>3</sup> fit germer des graines (cresson, moutarde, pois, blé) sur les aiguilles d'une pendule; la rapidité de rotation était de  $\frac{1}{2}$  et de  $\frac{1}{58}$  de pouce par minute; les courbures spirales de la racine, qu'il s'attendait à rencontrer, ne furent visibles qu'en quelques points; en général, les racines croissaient dans toutes les directions. Le même auteur essaya de comparer l'écart de la verticale d'une racine tournant autour d'un axe perpendiculaire avec celui du pendule; il n'obtint pas de résultats satisfaisants, mais montra la voie qui seule peut conduire à la preuve de l'identité de la force qui agit sur les tiges et les racines avec la pesanteur. Hofmeister a dit lui-même<sup>4</sup> que les différences individuelles des angles des racines tournant

<sup>1</sup> Mémoires, II, 40.

<sup>2</sup> L. c., p. 48.

<sup>3</sup> Botanische Untersuchungen, Braunschweig, 1854, p. 146.

<sup>4</sup> L. c., p. 210.



autour d'un axe vertical sont si grandes qu'il évite soigneusement de donner des chiffres. Ce sont les racines de graminées et surtout celles de Secale et de Zea qui s'écartent le plus facilement de la perpendiculaire. Je rappellerai encore ici la remarque d'Hofmeister à laquelle j'ai déjà fait allusion, que le changement de direction des racines suivant le rayon ne se manifeste que quand elles se sont un peu allongées (*Ervum lens*, 0,75<sup>mm</sup>; *Vicia sativa*, 1<sup>mm</sup>; *Zea Mais*, 1<sup>mm</sup>; *Secale*, 0,5<sup>mm</sup>).

Il faut attribuer à la difficulté de se procurer des appareils commodes le fait qu'un si petit nombre de recherches aient été faites jusqu'à présent dans cette direction. J'indiquerai donc un arrangement très-simple et peu coûteux, commode pour observer l'effet de la rotation autour d'un axe vertical; on ne peut guère, par ce moyen, faire des recherches très-exactes: mais il est très-favorable à la démonstration dans un cours.

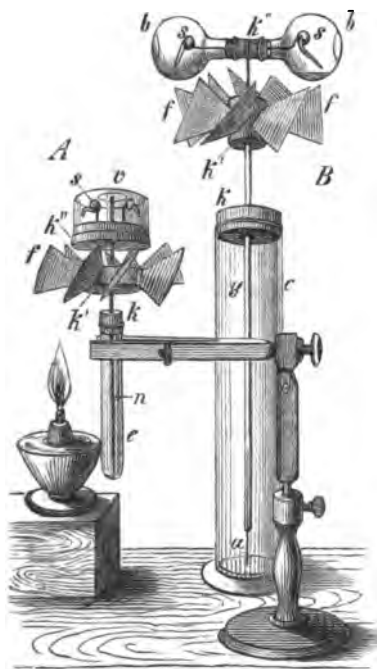


Fig. 13.

La figure 13 représente deux formes différentes de cet appareil. Dans *A*, des ailes *f* de laiton très-minces sont fixées obliquement dans le large bouchon discoïde *k'*; le même bouchon est percé perpendiculairement à son centre par une aiguille à tricoter *n* qui va plonger ensuite jusqu'au fond de l'éprouvette *e*, et dont la partie supérieure traverse perpendiculairement le bouchon *k'*; sur ce dernier les graines sont fixées avec des épingles; et au-dessus vient se placer un vase en verre *r* humide. L'éprouvette maintenue par un support contient quelques gouttes d'eau.

Dans *B* l'axe de rotation est un tube de verre mince *g*, à l'extrémité inférieure duquel une aiguille à tricoter *u* est fixée avec de la cire à cacheter; cette dernière doit reposer sur un sol concave; *c* est un cylindre de verre; sur le bouchon *k'*, qui porte les ailes, est planté dans la continuation de l'axe de rotation un fil mé-

tallique solide supportant un morceau de liège mou *k''*; aux deux extrémités de ce dernier on fixe les graines germinantes *S*, et on les renferme dans les ballons de verre ordinaire *b b*. Si l'on place au-dessous des ailes (qui doivent être courtes et larges) une lampe à alcool, le courant d'air produit une rotation dont la rapidité ne dépasse pas 8 à 10 tours par minute. Mais si l'on pose l'appareil sur un poêle de fer bien chauffé, la vitesse atteindra 70 à 80 tours par minute, ce qui est suffisant pour qu'au bout de six à huit heures on voie un écart très-positif sur les racines de pois. — Il faut apporter quelque attention dans la construction du bouchon *k* (qui dans *A* ferme l'éprouvette *e* et dans *B* le cylindre *c*)

pour réduire le frottement de l'axe à son minimum. Pour cela, je commence par y percer un trou assez large; ensuite je fixe à la face supérieure une plaque de laiton portant une ouverture juste assez grande pour laisser passer l'axe sans jeu inutile. Les bords de cette ouverture doivent être très-unis. — Il ne faut naturellement pas placer l'appareil *B* immédiatement sur le poêle, mais interposer un trépied de fer avec bain de sable. On peut remplacer l'éprouvette *e* et le cylindre *c* par un trépied de fer élevé; l'extrémité inférieure de l'axe de rotation doit alors reposer dans une capsule de porcelaine.

§ 33. On ne peut, pour le moment, parler que tout à fait hypothétiquement de l'influence que pourrait avoir la gravitation sur la conformation et les caractères morphologiques des cellules. Le nombre des observations faites dans ce sens est excessivement restreint. On peut, par exemple, citer le fait que lorsqu'on enlève un anneau d'écorce sur une tige, le bourrelet supérieur produit des racines et l'inférieur des bourgeons à feuilles. Du Hamel, dans ses recherches si variées, s'est aussi occupé de cette question; il plaça des rameaux de saule horizontalement dans le sol, les recouvrant d'un ou deux pouces de terre; il ne se développa des racines que sur le côté inférieur; dans une expérience analogue, le plus grand nombre des racines adventives parut sur le côté inférieur et des rameaux sur le supérieur. La formation de ces derniers ne signifie rien, parce qu'ils proviennent évidemment du développement de bourgeons préexistants. Dans d'autres cas, cependant, on peut produire de véritables bourgeons adventifs; par exemple, le même auteur tourna, la tête en bas, deux petits pommiers du paradis en caisses; les racines qui sortirent du sol produisirent des rameaux; sur l'un des arbustes il les laissa subsister, et ils se fortifièrent, tandis que l'ancienne cime périssait; sur l'autre, il les enleva; la vieille tige vécut encore quelques années, mais finit aussi par mourir. Du Hamel<sup>1</sup> conclut ces observations par la remarque suivante: « Ces expériences font connaître qu'il n'est point du tout dans l'ordre naturel que les racines soient au-dessus des branches; il paraît que la sève qui doit développer les racines a une disposition pour descendre, pendant que celle qui doit développer les branches en a une pour monter. »

<sup>1</sup> Physique des arbres. Paris, 1758, II, 121 et 122.

## V

**PRINCIPES NUTRITIFS**

## CHAPITRE CINQUIÈME

**Les principes nutritifs des plantes.**

## a. Généralités.

§ 34. Des différentes substances qui entrent dans l'économie des plantes, les unes y jouent simplement le rôle de matières plastiques soumises à l'influence des forces de la vie végétale et des agents extérieurs ; les autres agissent elles-mêmes comme porteurs et producteurs des forces qui, dans l'intérieur de la plante, concourent avec la lumière, la chaleur, etc. à l'accomplissement des fonctions vitales.

Les principes nutritifs ne sont donc pas seulement, comme le pensaient les anciens physiologistes, des matériaux passifs transformés par les forces de la végétation ; chaque atome, en pénétrant dans une cellule, y apporte une somme de forces qui lui sont inhérentes, et les met bientôt en activité. Si l'on peut dire, d'un côté, que toute particule de substance, en pénétrant dans une cellule, se soumet aux conditions qui y règnent, il n'est pas moins certain, d'un autre côté, que l'état intérieur de chaque cellule est modifié par l'entrée d'une nouvelle molécule. Cela est vrai surtout, mais pas exclusivement, des affinités chimiques ; tout équilibre des forces dans une cellule sera inévitablement détruit par l'entrée d'un nouvel

atome. A ce point de vue, l'étude de l'influence des agents extérieurs sur la plante comprend aussi celle des principes nutritifs, et cette dernière devrait être retranchée du champ de la physiologie à tout aussi bon droit que l'étude du rôle de la lumière et de la pesanteur par ceux qui veulent limiter cette science aux phénomènes purement intérieurs.

De même que dans l'étude des influences de la lumière on se pose à chaque instant la question : de quelle espèce de rayon s'agit-il ? de même ici il faut déterminer lesquels des nombreux éléments du sol et de l'air jouent le rôle le plus important pour les plantes, et quel est l'effet spécial qu'il faut attribuer à chacun d'eux. La comparaison peut se poursuivre plus loin : de même que vraisemblablement aucune plante à chlorophylle ne peut vivre dans une lumière vraiment monochromatique, mais a besoin de l'influence complexe des différents rayons, de même aussi il est évident qu'un nombre assez considérable des éléments chimiques doit agir à la fois pour fournir les matériaux et les forces nécessaires à la vie de la plante. Mais ici se présente un nouveau côté de la question : les combinaisons de deux ou plusieurs éléments doivent mettre en activité d'autres forces que leurs parties constitutives, prises isolément. Il ne suffit donc pas de chercher de quels éléments la plante a besoin, il faut encore se demander sous quelles combinaisons ils doivent se présenter pour lui être utiles. En revanche, il est parfaitement inutile de savoir d'où la plante les tire, et, pour le moment, nous nous bornons à supposer qu'elle les a constamment à sa portée.

Une esquisse historique du développement graduel de l'étude de la nutrition chez les plantes serait fort utile, mais dépasserait les limites qui nous sont assignées ici. J'ai essayé un travail pareil dans le journal : « *Aus der Natur*, » 1861, n<sup>o</sup> 1 et suivants. Les données les plus anciennes se trouvent dans les ouvrages bien connus de Hales, de Bonnet, de Du Hamel, d'Ingenhouz, de Sennebier : avec Th. de Saussure, cette partie de la science commence à revêtir sa forme actuelle ; le développement qu'elle a suivi depuis lors se trouve exposé dans le « *Lehrbuch der Chemie für Landwirthe*. » II, 1<sup>re</sup> partie de Franz Schulze.

§ 35. *Quels éléments chimiques faut-il considérer comme principes nutritifs ?* — Pour faire reposer nos observations sur un terrain solide, nous ne considérons comme principes nutritifs de la plante que les éléments qui sont absolument indispensables à l'accomplissement des fonctions de la vie végétale. De ce qu'une substance se rencontre toujours dans une ou plusieurs plantes, il ne s'ensuit pas nécessairement qu'elle joue un rôle important. Grâce à l'abondance

de certains éléments dans l'air et dans le sol, grâce aussi à la faculté des plantes d'absorber des substances non-seulement indifférentes, mais même nuisibles, il est fort possible que certains éléments, qui se rencontrent constamment dans les tissus végétaux, soient dus à un mélange fortuit; ils ne jouent alors aucun rôle dans les différentes phases de la végétation. Il s'agit donc d'apprendre à connaître quels sont les éléments qui, en entrant dans les cellules, s'y conduisent comme matériaux plastiques et comme sources de forces, et qui, par conséquent, sont indispensables. Naturellement, sur la liste des substances que l'analyse chimique a rencontrées dans les plantes, se trouvent toutes les « indispensables »; mais il faut avoir un moyen de les distinguer des inutiles. Nous possédons pour cela un double critère. Il est d'abord bien évident que tout élément faisant partie intégrante de la formule d'une combinaison nécessaire à la cellule est indispensable; si, par exemple, nous savons que la cellulose est composée de carbone, d'hydrogène et d'oxygène, nous inscrivons immédiatement ces trois éléments sur la liste des principes nutritifs; si nous savons de plus que l'albumine renferme, outre les trois corps précédents, de l'azote et du soufre, nous voilà à la tête de cinq éléments qui, nous en sommes parfaitement sûrs, sont indispensables à l'existence de toute cellule. S'il est jamais démontré que le phosphore entre dans la combinaison de certaines substances végétales, par exemple de certaines graisses, nous aurons une preuve analogue de la nécessité de sa présence. Mais ce mode de raisonnement est loin d'être applicable à tous les principes qui se rencontrent dans le règne végétal. Le potassium et le calcium, par exemple, apparaissent dans toutes les plantes sans aucune exception, et n'entrent pourtant dans la combinaison d'aucune des substances essentielles à la végétation. Nous ignorons complètement la nature de l'influence chimique qu'exercent la potasse, la chaux, la magnésie, la soude, etc. sur la formation de la cellulose et de l'albumine; peut-être ces composés ne peuvent-ils pas prendre naissance en dehors de leur présence. Pour prouver que ces éléments sont indispensables, il faut donc recourir à un autre critère reposant sur un principe plus purement physiologique: il faut montrer si une plante, dans les circonstances les plus favorables, peut parcourir toutes les phases de son existence sans absorber l'élément en question sous quelque forme que ce soit; il faut donc avoir recours à des expériences directes sur la végétation, et comme on n'arrive jamais à amener une plante à bien sans potasse ou sans magnésie, on peut

conclure que ces éléments sont indispensables. Mais toute personne un peu versée dans de pareilles recherches sait bien qu'une preuve de cet ordre est loin d'être décisive, car la non-réussite d'une plante d'expérience peut provenir d'une foule de circonstances extérieures, et point du tout de l'absence d'un certain élément. Par contre, si l'on a réussi à produire une végétation vigoureuse en excluant un certain corps, la preuve de son inutilité est absolue; il faut seulement la renforcer par l'analyse de la plante, pour s'assurer qu'elle ne s'en est pas procuré par une autre voie. Cependant, les preuves à l'appui de l'inutilité offrent encore un côté faible contre lequel il est difficile de se défendre: la graine renferme naturellement un grand nombre d'éléments, et si c'est un de ceux-là qu'on a écarté, la plante en possédera encore une certaine proportion, et il est impossible de déterminer théoriquement l'influence que cela peut avoir. La preuve sera, dans ce cas, d'autant plus concluante que la graine étant plus petite, la plante qui en sort est plus grande.

Si l'on examine dans cet esprit les expériences qui ont été faites jusqu'à présent sur la végétation, on sera conduit aux résultats suivants: outre les cinq éléments déjà mentionnés (O. H. C. Az. S), le potassium, le calcium, le magnésium, le fer et le phosphore sont indispensables à la vie des plantes; jamais en leur absence on n'a pu obtenir de végétation florissante; la chose est également à peu près prouvée pour le sodium et le chlore. On n'a, jusqu'à présent, pas pu reconnaître d'influence positive du manganèse et du silicium, sur l'assimilation et le développement des plantes. Quant aux autres éléments, lithium<sup>1</sup>, brome<sup>2</sup>, iode<sup>3</sup>, aluminium<sup>4</sup>, cuivre<sup>5</sup>, zinc<sup>6</sup>, cobalt<sup>7</sup>, nickel<sup>8</sup>, bore<sup>9</sup>, strontium<sup>10</sup> et baryum<sup>11</sup>, nous savons

<sup>1</sup> Trouvé par Bunsen par l'analyse spectrale des cendres.

<sup>2</sup> et <sup>3</sup> Dans les plantes maritimes, unis aux métaux.

<sup>4</sup> Les lycopodiacées renferment constamment une certaine proportion d'argile: Pogg. Ann. CXI, 339; Rochleder, Chem. u. Phys. der Pfl., 1858, p. 3.

<sup>5</sup> D'après Commaille, dans le bois de Poranger, les fruits, le bois et l'écorce des pins et des cèdres (Flora, 1864, p. 31); d'après Wicke, dans le Polygonum aviculare, Sisymbrium officinale, Lactuca sativa, Daucus carota, trèfle, blé, feuilles de mûrier, de chêne, de tilleul, de platane, de hêtre. « Nachrichten der Universität Göttingen, » 1864, n° 13; De Candolle, Physiologie, I.

<sup>6</sup> Dans la Viola calaminaria et Thlaspi calaminarium, et, en général, dans toutes les plantes qui vivent sur un sol renfermant du zinc.

<sup>7</sup> <sup>8</sup> <sup>9</sup> <sup>10</sup> <sup>11</sup> D'après Eorchhammer, le Fucus vesiculosus et la Zostera marina contiennent de l'acide borique et du zinc, du cobalt et du nickel, et le Fucus, de plus, de la strontiane et de la baryte (Lehrbuch der chem. u. physik. Geologie, von G. Bischoff. Bonn, 1863, I, 445).

seulement qu'ils se rencontrent dans un grand nombre de plantes, sans avoir aucune notion du rôle qu'ils y jouent.

Quant au fluor, nous n'avons qu'un indice de sa présence dans les plantes, c'est que les animaux herbivores en fixent des quantités assez notables dans leurs dents et leurs os.

D'après ce qui vient d'être dit, la preuve expérimentale de l'indispensabilité d'un élément, trouvé par l'analyse dans une plante, n'est nécessaire que s'il fait partie des cendres. Il serait ridicule de vouloir chercher à prouver, par des expériences sur la végétation, que les plantes ont besoin de carbone, d'oxygène, d'hydrogène et d'azote, puisque ce sont les matériaux dont chaque cellule est formée; il ne s'agit, pour ces éléments, que de déterminer sous quelle forme et par quels organes ils sont absorbés: la même question se pose aussi pour les éléments des cendres.

La présence dans toutes les plantes des cinq éléments constitutifs de la cellulose et de l'albumine n'a rien d'étonnant, lorsque l'on sait qu'ils servent de matériaux à la formation des cellules; mais l'incertitude des fonctions des éléments des cendres (à l'exception du fer, qui agit sur le verdissement de la chlorophylle) rend la présence de quelques-uns dans presque toutes les cellules un fait important; ce sont le potassium, le calcium, le magnésium, le phosphore et peut-être aussi le silicium. Leur dissémination dans tout le règne végétal est une preuve de l'importance de leur rôle, et c'est le premier fait sur lequel s'appuya Th. de Saussure<sup>1</sup> lorsqu'il commença à considérer les cendres comme des parties importantes du végétal, et non plus comme de simples impuretés. Il a soutenu que la faible proportion des cendres vis-à-vis du poids de la matière combustible et surtout du poids de la plante vivante ne prouve rien contre leur utilité; on peut même tirer de ce fait une conséquence importante: c'est que les combinaisons de potassium, de calcium, de magnésium et de phosphore agissent dans les cellules plutôt par le fait de leur présence et de leurs qualités chimiques, que comme matériaux de construction. Pour le carbone, l'hydrogène, l'oxygène et l'azote, il est nécessaire de les réunir en quantités considérables pour fournir la matière première aux forces physiologiques, tandis que la potasse, la chaux et la magnésie agissent par le moyen de forces chimiques qu'elles mettent en activité dans la plante; on pourrait comparer les cinq éléments de la matière combustible à l'enveloppe et aux rouages d'une montre, les cendres représenteraient alors le ressort dont la petitesse ne diminue pas l'importance; cette comparaison, comme beaucoup d'autres, renferme du vrai, mais ne doit pas être prise au pied de la lettre.

On prouve expérimentalement la nécessité de la présence d'un élément des cendres, pour une plante donnée, en cultivant de la même manière un certain nombre d'individus; les uns reçoivent tous les éléments des cendres dans les combinaisons convenables, tandis que pour les autres on en retranche un, en prenant garde qu'il ne se trouve pas mêlé à titre d'impureté avec ceux qu'on laisse. Si, dans les deux cas, la végétation est

<sup>1</sup> Th. de Saussure, Recherches chimiques sur la végétation, p. 272.

la même, l'inutilité de l'élément est à peu près prouvée; mais si les plantes dans le second cas offrent une anomalie bien caractérisée, surtout dans ce qui tient à l'assimilation, on pourra admettre que l'élément est indispensable; pour les raisons indiquées ci-dessus, le fait a cependant besoin d'être confirmé bien des fois; des expériences même très-soignées et faites par des observateurs attentifs ne doivent pas être accueillies sans une certaine défiance. — Les essais qui ont été faits souvent dans les dix premières années de notre siècle, pour prouver la nécessité ou l'utilité d'un élément en le donnant seul à la plante, à l'exclusion de tous les autres principes nutritifs, n'ont aucun sens. Si la plante a besoin de  $n$  éléments,  $n-1$  seront insuffisants pour opérer sa nutrition; si l'on sait quel est celui qui manque, son importance est ainsi constatée; mais si la plante ne trouve à sa portée que  $n-2$ ,  $n-3$  ou  $n-x$  éléments, et qu'elle ne prospère pas, il est impossible de décider auquel des absents ce résultat doit être attribué; les conclusions tirées de pareilles opérations sont nulles, parce qu'elles reposent sur une base illogique. Il en est de même lorsque, sans consulter les besoins de la plante, on met tels ou tels éléments à sa portée en trop faible quantité.

Si un certain nombre d'éléments sont également nécessaires à une plante, chacun d'eux, pris isolément, ne peut pas être considéré comme un principe nutritif; il ne revêt ce caractère que par le fait de sa rencontre avec les autres. C'est ce que Humboldt, encore très-jeune, avait bien compris, lorsqu'il disait en 1798<sup>1</sup>: « Dans les recherches physiologiques, il faut bien prendre garde de ne pas attribuer à un seul élément ou à une seule force ce qui est le résultat de l'action combinée de plusieurs. »

Dans les expériences sur la végétation destinées à répondre à l'une des questions que nous venons de traiter, il ne s'agit pas seulement de bien réaliser les conditions chimiques; il faut apporter la plus grande attention à l'état de la plante elle-même, qui se trouve, pendant plusieurs semaines ou souvent même plusieurs mois, soumise à des conditions anormales; ainsi les causes d'erreur sont très-nombreuses; on n'a, en particulier, pas pris en considération les nombreux préjudices que le manque de lumière porte à la plante<sup>2</sup>. Celles qui ont crû dans un local fermé, toujours imparfaitement éclairé et aéré, ne doivent être comparées qu'avec des individus cultivés en même temps dans le même endroit; tout rapprochement entre les plantes de l'expérience et celles qui ont cru en plein air dans un sol fertile est en contradiction avec les règles les plus simples de la physiologie et des sciences inductives en général.

Ce qui précède montre qu'il n'est possible d'affirmer positivement le résultat d'une expérience que lorsqu'on prend en considération toutes les circonstances qui peuvent avoir de l'influence sur la plante; c'est dire qu'il est parfaitement inutile de citer de pareilles recherches sous forme d'extrait; il suffisait d'indiquer au lecteur peu expérimenté le véritable point de vue où l'on doit se placer pour apprécier ces travaux; les titres

<sup>1</sup> Traduction de Fischer de: La nutrition des plantes d'Ingenhous. Leipzig, 1798, p. 30.

<sup>2</sup> « Ueber die Hindernisse bei Vegetationsversuchen in geschlossenen Räumen, » von J. Sachs, in landwirthsch. Versuchsstationen, II, 201.



des plus importants sont cités dans les paragraphes suivants. — Les expressions de normale et d'anormale, que j'employais autrefois pour désigner l'état d'une plante dans de certaines conditions, ont donné lieu à des malentendus ; il vaut mieux s'en tenir à des formules plus précises, et l'on fera bien, dans le compte rendu d'expériences sur la nutrition, de décrire simplement l'effet produit par l'addition ou la soustraction de certaines substances ; le poids de la matière sèche est-il augmenté ou diminué ? la forme extérieure est-elle modifiée ? quel a été le cours de la germination, de la végétation, de la fructification, etc. ? Telles sont les questions auxquelles il est important de répondre.

§ 36. *Dans quelle combinaison les éléments chimiques sont-ils absorbés comme principes nutritifs ?* Les principes nutritifs doivent, sans exception, pénétrer dans les cellules à travers les parois closes ; ils n'y arrivent donc que par diffusion, et la plante n'absorbe que les éléments ou les combinaisons qui, à la température ordinaire, sont gazeux, liquides ou dissous dans l'eau. Les combinaisons dites organiques qui se rencontrent dans l'intérieur de la plante, contiennent les atomes des éléments organisés, sous une forme telle que ce ne sont pas leurs affinités les plus énergiques qui sont en jeu ; de pareilles combinaisons sont aisément détruites par des acides ou des bases actifs ; les substances absorbées ne doivent donc pas se présenter avec des propriétés alcalines ou acides trop caractérisées, afin de ne pas détruire l'équilibre peu solide des molécules organiques.

L'observation montre que la plupart des principes nutritifs sont indifférents lorsqu'ils pénètrent dans la plante, leurs affinités les plus énergiques ayant été satisfaites auparavant ; l'acide carbonique est le seul qui, à la température ordinaire, soit absorbé dans les cellules sans être neutralisé ; en revanche, il est si dilué par l'oxygène et l'azote, que ses qualités acides ne peuvent se faire sentir que très-lentement ; si l'eau ou l'air en contiennent une proportion exagérée, il a une influence fatale. C'est à l'acidité de la sève du parenchyme, due aux acides organiques ou à leurs sels, qu'il faut attribuer le fait que beaucoup de plantes peuvent absorber leurs principes nutritifs sous une forme légèrement alcaline ; mais des propriétés basiques trop caractérisées rongent les racines et les détruisent rapidement. Le seul élément qui pénètre dans les plantes avec toute l'énergie de son activité chimique est l'oxygène, qui, ici comme chez les animaux, sert à la respiration ; il détruit une partie de la matière organique, ou, par sa présence, donne lieu à une série de modifications, à la suite desquelles une partie de la

substance élaborée est consommée et transformée en eau et en acide carbonique (v. Respiration). Il semble que toutes les modifications des principes élaborés ayant pour but la croissance (formation des cellules), soient intimement liées avec l'influence de l'affinité de l'oxygène; il est assez probable qu'une partie de l'oxygène dégagé dans les organes verts par l'assimilation, se trouve transformé en ozone sous l'influence des diverses combinaisons organiques qu'il rencontre dans les tissus<sup>1</sup>; son effet sur la cellulose est ainsi très-augmenté.

Parmi les combinaisons qu'absorbent les plantes à chlorophylle, les composés oxygénés jouent de beaucoup le plus grand rôle; c'est à peine si, à côté d'eux, il vaut la peine de parler des chlorures, bromures et iodures métalliques. Il semble que ce soit une loi générale pour les combinaisons oxygénées, qu'elles ne jouent le rôle de principe nutritif que sous leur forme d'oxydation la plus élevée; ainsi les plantes n'absorbent jamais le carbone sous la forme d'oxyde, mais toujours comme acide carbonique; des différents degrés de l'oxydation du soufre, du phosphore et de l'azote, elles choisissent toujours les sels où entrent :  $\text{SO}_3$ ,  $\text{PO}_3$  et  $\text{NO}_3$ <sup>2</sup>. On ne sait si le fer et le manganèse sont utilisés sous la forme de sels d'oxydure ou d'oxyde; les uns ou les autres mis dans la dissolution profitent également bien; il est impossible de dire sous quelle forme ils arrivent aux racines.

Voici, d'après les recherches faites jusqu'ici, ce qu'on peut dire sur la composition d'un mélange de principes nutritifs capable de faire prospérer une plante à chlorophylle non parasite. Si elle a à sa portée l'eau, l'acide carbonique et l'air, et que la température et l'éclairage soient favorables, on peut obtenir une augmentation notable du poids de la matière sèche, le développement d'organes de reproduction, en un mot un végétal d'aspect normal, en formant un mélange de principes nutritifs avec les quantités voulues des combinaisons suivantes :

<sup>1</sup> L'oxygène qui s'échappe des plantes doit d'après Kosmann (Comptes rendus, 1862, p. 731) être de l'ozone; Scutetten (Ibid. 1856, XLII, 941), de Luca (Wilde's Centralblatt, 1857, p. 153), sont du même avis. Pœy (C. r. 1863, LVII, 348) nie ces faits, mais peu clairement. Voyez sur l'influence *ozonifiante* de la sève (pommes de terre, champignons), Schönbein, Pogg. Ann. LXXV, 357; Mulder, *Chemie der Ackerkrume*, trad. Müller, 1861, p. 243.

<sup>2</sup> L'ammoniaque lorsqu'il est employé dans la nutrition n'arrive jamais que comme sel d'oxyde d'ammonium. L'ammoniaque lui-même tue à si petites doses qu'une quantité assez faible pour ne pas faire de mal, ne peut pas fournir la quantité d'azote nécessaire à la végétation.

1) Un nitrate (base : potasse, soude, chaux), ou un sel d'oxyde d'ammonium (acides : acide nitrique, sulfurique, carbonique), ou les deux combinaisons en même temps.

2) Un sel de potasse (sulfate, nitrate, phosphate; le chlorure ne paraît pas suffire).

3) Un sel de soude (comme pour la potasse). Lithium?

4) Un sel de chaux (sulfate, nitrate, phosphate; chlorure?).

5) Un sel de magnésie (sulfate).

6) Un sel de fer (chlorure, sulfate d'oxydule).

7) Un sel de manganèse (nécessaire?).

Les expériences montrent que, parmi toutes ces combinaisons, les plantes conservent assez de latitude, et qu'avec des mélanges de sels très-divers, la végétation est également vigoureuse; mais elles ne nous disent pas quels sont pour chaque plante les rapports qualitatifs et quantitatifs les plus favorables. Tout ce qu'on peut dire d'après les analyses de cendres et les expériences les mieux faites, c'est qu'il paraît préférable de mettre dans le mélange des principes nutritifs plus de sel de potasse que de soude, plus de chaux que de magnésie et toujours très-peu de fer et de manganèse; les sulfates, nitrates et phosphates doivent dominer de beaucoup les chlorures. A peine est-il besoin de dire que, dans les sels nutritifs, chaque élément reconnu indispensable devra être représenté.

Ces données ne se rapportent qu'à la partie technique de l'expérience; elles ne nous disent pas du tout si les acides et les bases pénètrent dans les racines vraiment sous la forme de sels, ou s'ils se présentent aux cellules absorbantes plus ou moins indépendants les uns des autres; ce doute paraît justifié lorsqu'on réfléchit que nous n'avons pas une idée bien nette de la manière dont se conduit une combinaison dissoute dans l'eau. La question est encore bien plus compliquée lorsque, comme c'est le cas ordinaire, le mélange des sels se trouve soumis aux forces d'adhésion d'un sol naturel, et lorsque certaines substances doivent être d'abord dissoutes par la surface acide des racines.

Dans tous les cas où on ne se propose pas d'examiner de quels éléments la plante a besoin, et dans quelle combinaison elle les absorbe de préférence, on n'aura pas besoin de réunir artificiellement les sels nécessaires; il suffira d'employer les cendres de la même espèce, provenant d'une expérience précédente, et de les compléter au besoin par les cendres d'autres plantes ou par des engrais minéraux; il faudra seulement ajouter une combinaison azotée, neutraliser, au moins en partie, les propriétés basiques des cendres (surtout avec de l'acide azotique), et observer encore

les différentes conditions que j'ai déjà mentionnées, ou que je mentionnerai. Ce mode de procéder sera parfaitement suffisant, si l'on veut montrer, par exemple, que les cendres sont indispensables (c'est-à-dire renferment des éléments indispensables); que les plantes absorbent aussi bien dans différentes solutions que dans le sol; si l'on veut élever des plantes dans un sol débarrassé de toute substance organique (comme dans les expériences de Boussingault, sur l'absorption de l'azote); si, dans un but quelconque, on a besoin d'avoir des plantes dont les racines soient parfaitement intactes, ayant végété dans une solution aqueuse, ou si l'on désire observer la croissance des racines dans un milieu transparent, ou enfin, dans toute autre recherche analogue.

Par contre, lorsqu'il s'agit de déterminer l'importance d'un des principes qu'absorbent les racines, ou, en général, dans toute expérience où l'on veut savoir positivement ce que la plante a trouvé à sa portée, quand on désire pouvoir négliger les forces d'absorption du sol, etc., il faut que les racines se développent dans un milieu ne renfermant que des éléments connus, et possédant en outre différentes qualités spéciales. Dans ce but on a employé comme sol, dans les expériences sur la végétation, toutes sortes de substances: de la fleur de soufre, du charbon pur, du quartz pilé, des perles de verre, du sable, de la pierre ponce, et enfin de l'eau distillée. Comme plusieurs de ces substances sont difficiles à obtenir à un degré de pureté convenable, ou sont assez coûteuses, que d'ailleurs leurs propriétés physiques ne sont pas toujours très-favorables à l'expérience, il est dans bien des cas préférable d'employer tout simplement l'eau distillée contenant les principes nutritifs nécessaires dans les formes et quantités voulues. Il faudra naturellement prendre certaines précautions et apporter surtout la plus grande attention au mélange et à la concentration des principes nutritifs. C'est moi qui, le premier, ai montré qu'on peut par cette méthode obtenir des plantes terrestres dans un état de végétation très-florissant et même les faire fructifier; les expériences que Stohmann, Nobbe et Knop ont entreprises, d'après les principes que j'avais posés, ont donné des résultats très-satisfaisants.

Voici quel est à peu près le cours d'une de ces expériences: on commence par faire germer les graines dans du sable ou de la sciure de bois jusqu'à ce qu'elles remplissent les conditions que j'indiquerai tout à l'heure; si l'on craint que pendant cette première période les plantes n'absorbent déjà certaines substances, on peut placer les graines sur du papier parchemin percé de trous ou sur un treillis de crin, reposant l'un et l'autre sur un bocal d'eau distillée; ou bien l'on construit avec des baguettes de verre mince une espèce de claie, et l'on y place les graines de façon que leur côté inférieur touche l'eau; ou encore l'on attache les semences à des fils qu'on laisse pendre dans le bocal, etc. Lorsque la racine a atteint une longueur de



Fig. 14.

quelques centimètres et lorsque la plumule s'est en partie développée, on place immédiatement la jeune plante dans l'appareil représenté fig. 14. On introduit les feuilles de la plante, par exemple de maïs, dans un trou du bouchon *K*, de façon que la graine *S* se trouve avec l'endosperme au-dessous du bouchon, et au-dessus de l'eau, dans laquelle plongent les racines; on peut placer de la même façon les plantes dont les cotylédons épais ne sortent pas du sol; en aucun cas, l'endosperme ou les cotylédons charnus ne doivent toucher l'eau; il leur faut cependant un milieu assez humide et c'est ce qui se trouve très-bien réalisé sous le bouchon. On se représente aisément la façon dont il faudra fixer des plantes qui germent à la manière des Conifères ou des Chenopodiacées; il faut bien prendre garde que la racine véritable seule plonge dans l'eau. On enveloppe le vase de verre *N* dans un cylindre de carton ou de papier noirci et on place l'appareil à un endroit bien éclairé et si possible exposé au soleil. Pendant les premiers jours l'eau distillée, seule, suffit parfaitement; j'ai même remarqué que la germination se faisait toujours mieux ainsi que lorsqu'on ajoutait immédiatement les principes nutritifs. Quand la première feuille verte est épanouie, et qu'ainsi la plante a commencé à assimiler et à transformer les substances venues de l'extérieur, il faut commencer à offrir quelques principes nutritifs à la racine déjà passablement développée. On remplacera alors l'eau distillée par une solution ne renfermant pas plus de 3 à 4 pour 1000 de substances solides. Si le premier vase employé devient trop petit, on peut le remplacer par un autre; mais, autant que possible, il ne faut pas sortir la plante du bouchon; si cela devenait nécessaire, il faut toujours le faire par une ouverture latérale. Pour les principes nutritifs, le mieux est de préparer à l'avance une certaine quantité de solutions titrées des sels que l'on veut employer, par exemple, de nitrates, sulfates et phosphates de potasse, de soude et de chaux, sulfate de magnésie, chlorure de potassium, chlorure de sodium, sels de fer et de manganèse. Au moyen d'une pipette on prend le nombre voulu de centimètres cubes de ces solutions, et on les mélange avec la quantité nécessaire d'eau distillée. Les différentes solutions d'abord parfaitement limpides, donnent, au moment de leur rencontre, des précipités; il est même certains sels, tels que le phosphate tribasique de chaux, qu'il faut ajouter petit à petit sous forme pulvérulente; il se dissout lentement pendant toute la durée de l'expérience. Il n'est pas possible, en un mot, de préparer en une fois une solution assez concentrée, pour renfermer en quantité suffisante tous les éléments des cendres. Suivant la nature de l'expérience, les précipités ont plus ou moins d'inconvénients: si la plante doit croître dans un milieu limpide, il suffit, en employant un mélange de sels convenable, d'acidifier légèrement la liqueur avec de l'acide azotique; ou bien, on peut suivre la voie que j'ai décrite sous le nom de « Méthode des solutions fractionnées <sup>1</sup>, » c'est-à-dire, préparer plusieurs solutions d'un ou de plusieurs sels, telles que, au degré de concentration nécessaire (3 à 4 pour 1000) il n'y ait pas de pré-

<sup>1</sup> Les expériences de Stohmann ont montré que cette méthode n'est pas absolument indispensable, pour cultiver des plantes dans l'eau: on peut ajouter à l'eau les différents sels, en partie non dissous, sans rien changer à la solution.

cipité; on fait végéter la plante alternativement dans les différents vases. Comme j'ai, dans mes expériences, obtenu des plantes très-florissantes de maïs et de fève, cela prouve que les végétaux n'absorbent pas tous les principes nutritifs à la fois, mais tantôt l'un et tantôt l'autre; il ne faut cependant pas que les différentes périodes soient trop longues. Souvent l'expérience réussit mieux, lorsque, après que la plante est restée des semaines dans les mélanges nutritifs, on la place pour quelques jours dans l'eau distillée; cela semble surtout avantageux au moment de la fructification<sup>1</sup>. S'il devient nécessaire de maintenir les solutions dans le même état pendant un certain temps, il n'y a pas d'autre moyen que de les changer tous les jours. L'absorption de l'eau et des différents principes change constamment la composition quantitative du mélange, et il serait à peu près impossible de la ramener à son état primitif simplement en rajoutant de l'eau ou différentes solutions. Souvent vers la fin de l'expérience, les racines exercent sur le mélange, s'il contient du fer, un effet qui leur devient fatal: on voit tout d'un coup apparaître un précipité noir de sulfure de fer avec dégagement d'acide sulfhydrique; les racines noircissent et meurent. On évite cela en renouvelant souvent les solutions; d'après Stohmann (*Die landw. Versuchsstat.*, Heft X, 66), ce phénomène est dû à l'apparition de réactions alcalines; les racines elles-mêmes ont le pouvoir de rendre en peu de temps une liqueur acide, basique. J'ai décrit cette réaction en 1860 (*Die landw. Versuchsstat.*, Heft VI, 246).

Les différentes modifications qu'on peut apporter à cette méthode, dont je n'ai fait qu'esquisser les traits principaux, se retrouvent dans les travaux de Nobbe, de Stohmann, de Knop et dans ceux que j'ai publiés sur ce sujet. Il est inutile de revenir ici sur la discussion désagréable qui s'est élevée, à propos de la possibilité d'élever des plantes terrestres en dehors de toute espèce de sol; c'est un fait acquis que depuis le temps où j'ai publié, pour la première fois, une relation exacte de mon expérience, d'autres l'ont répétée avec plein succès<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Probablement que de cette façon on neutralise les quantités de cendres un peu trop considérables qu'a absorbées la plante.

<sup>2</sup> Ceux qui s'intéressent spécialement à ce sujet et qui désirent consulter les ouvrages qui ont paru, surtout au point de vue de la priorité de la découverte, doivent se rappeler qu'il ne s'agissait pas de faire vivre une plante pendant un temps dans l'eau, mais de la prendre depuis la graine, de l'élever artificiellement au moyen de principes nutritifs déterminés et de l'amener ainsi à un état florissant, de lui faire enfin produire des graines fertiles. Je suis parfaitement sûr d'avoir été le premier à faire cela, comme le prouvent mes remarques dans le « *Journal für praktische Chemie* » d'Erdmann et Werther, 1861, p. 373. Si dans le 6<sup>me</sup> cahier de « *Die landw. Versuchsstat.* 1860 ont paru simultanément deux mémoires sur ce sujet de Knop et de moi, le sien concluait en disant qu'il n'avait jamais attendu grand'chose de ces expériences et n'avait en effet obtenu aucun résultat positif, tandis que moi, j'exposais une série d'expériences fort bien réussies sur la végétation du maïs. Dans le même travail j'ai indiqué tous les différents points de vue où il faut se placer pour apprécier ces phénomènes, et dans le résumé historique j'ai tiré de leur oubli les expériences de Du Hamel qui éleva, dans de l'eau de fleuve, une plante de fève jusqu'à maturité des fruits, qui maintint un chêne pendant huit ans dans l'eau, etc. (*Phys. des arbres*, II, 202).

A mon avis les plantes qui se sont développées dans des solutions aqueuses sont aussi vigoureuses, plus vigoureuses peut-être, que celles qui, dans les anciennes expériences, croissaient dans du charbon, du sable, etc. C'est ainsi qu'en 1860 j'ai obtenu<sup>1</sup>, entre autres, une plante de maïs avec 42 graines, qui pesait desséchée 26,91 gr.; le poids de la graine semée étant 1, celui des substances assimilées 60,88, celui des graines récoltées était 18,66.

En 1861 j'obtins une plante de maïs de 29,875 gr.<sup>2</sup> (poids sec) portant 42 graines capables de germer; la graine semée desséchée à l'air pesait 0,2018 gr.; et un *Phaseolus nanus*<sup>3</sup> de 18,468 gr. avec 6 graines capables de germer; le poids de la substance sèche était 60 fois celui de la graine. Nobbe cultiva de cette façon du blé noir: poids de la substance desséchée 3,766<sup>4</sup>, rapport avec la graine 215 à 1. Stohmann obtint une plante de maïs avec 370 graines bien conformées<sup>5</sup>: poids sec 84,3 gr., rapport avec la graine 731 à 1. Après des années de doute et d'essais variés, Knop réussit enfin en 1861 à élever une plante de maïs jusqu'à 50,288 gr. de poids sec<sup>6</sup>.

J'attache de l'importance à ces chiffres, parce que souvent on ne peut prouver la signification d'une substance comme principe nutritif, que lorsqu'en son absence on ne peut faire dépasser au poids de la matière organique desséchée de certaines limites, tandis que sa présence amène une augmentation immédiate. Pour que la démonstration ait quelque valeur, il faut prouver d'avance que la méthode expérimentale elle-même ne met pas d'obstacle à une végétation florissante. Si par la méthode employée on n'obtient jamais une augmentation considérable de poids, on pourra toujours, dans un cas spécial, rester dans le doute si la non-réussite d'une plante est due à l'absence d'un principe ou à toute autre cause. C'est à cela qu'il faut attribuer le peu de valeur de quelques-uns des résultats obtenus par le prince de Salm-Horstmar, valeur bien moindre qu'on eût eu le droit de l'attendre d'un observateur si profond et si habile. J. von Liebig a montré, en s'appuyant sur quelques-unes des expériences classiques de Boussingault<sup>7</sup>, qu'une faible augmentation n'est pas toujours la preuve d'une formation normale de substance dans la plante: en effet certaines plantes peuvent atteindre jusqu'à 3  $\frac{1}{2}$  fois le poids de la graine, sans rien acquérir en azote (c'est-à-dire en substances azotées ou en protoplasma), mais en profitant de celui qu'elles renfermaient précédemment dans leurs tissus. L'augmentation de poids ne concerne dans ce cas que les substances non azotées, qui, suivant Liebig, peuvent ac-

<sup>1</sup> Die landw. Versuchsstat. Heft VI, 249.

<sup>2</sup> Annalen der Landwirtschaft in den kön. preuss. Staaten, 1862, feuille hebdomadaire, n° 19, p. 184.

<sup>3</sup> Ibid. n° 25, p. 235.

<sup>4</sup> Die landw. Versuchsstat. Heft XII, 336.

<sup>5</sup> J. v. Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, II, 411.

<sup>6</sup> Die landw. Versuchsstat. Heft VI, 183.

<sup>7</sup> J. v. Liebig, Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 1865, II, 47; Boussingault, Ann. de Chimie et de Physique, série 3, XLIII, 149; Boussingault, Agronomie, Chimie agricole et Physiologie. Paris, 1860, I, 35-37, 49, surtout 64.

quérir jusqu'à 2  $\frac{1}{2}$  fois le poids de la graine, en se servant de l'azote contenu dans celle-ci. Si du fait qu'une plante peut réaliser une certaine augmentation de poids, sans avoir à sa portée de matière azotée assimilable, on voulait conclure que l'azote n'est pas un principe indispensable, on tomberait dans une grossière erreur; le même raisonnement peut s'appliquer à la soude et à tous les autres éléments. Ce n'est donc que lorsque l'augmentation de poids de la matière sèche est très-considérable, vis-à-vis de celui de la graine, qu'on peut conclure que le principe qu'on a retranché joue un rôle indifférent dans la nutrition. Si dans les expériences de Boussingault, l'azote de la graine produisait avec l'aide des principes minéraux de nouvelles masses de substances non azotées, en passant toujours des feuilles entièrement développées à celles qui commençaient à paraître, il est possible que d'autres substances aient un effet analogue. — Et si d'après le plan tracé par Liebig, une certaine substance peut, sans augmenter elle-même, favoriser l'accroissement de poids d'autres substances, la nouvelle matière produite sera toujours incomplète, et la plante ne tardera pas à périr, comme cela est arrivé dans toutes les expériences de Boussingault; l'augmentation de poids ne sera jamais que restreinte. De là l'importance que j'attache à ce qu'il y ait toujours une grande différence entre le poids de la graine et celui de la plante.

Enfin, en terminant, je désire encore attirer l'attention sur une des formes particulières de l'influence des éléments sur le cours de la végétation. Dans beaucoup de cas l'augmentation même considérable du poids sec, n'est pas une preuve suffisante; il faut que la plante ait produit des fleurs et des fruits. Il ne faut pas oublier que dans beaucoup de cas la fécondation est difficile, et ne peut avoir lieu que par l'intermédiaire des insectes ou d'autres agents extérieurs. Si l'on ne prend pas ce fait en considération, si l'on n'a pas quelquefois recours à la fécondation artificielle, la plante la mieux portante pourra rester stérile sans que cela prouve rien contre le régime employé. En un mot le simple fait du non-développement des fruits, ne signifie rien par lui-même, il faut toujours l'appuyer de preuves.

## b. Les éléments de la matière combustible<sup>1</sup>.

§ 37. Le carbone de toutes les plantes à chlorophylle (qui ne sont pas parasites et qui ne vivent pas nécessairement sur un sol

<sup>1</sup> Les ouvrages les plus importants sur ce sujet sont: Th. de Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804; J. v. Liebig, *Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*, 1<sup>re</sup> partie; H. v. Mohl, *Die vegetabilische Zelle, c. Nahrungsstoffe*; Boussingault, *Agronomie, Chimie agricole, Physiologie*, Paris, 1860, I; Rochleder, *Chemie und Physiologie der Pflanzen*, 1858, p. 101 et suiv. On trouvera quelques remarques importantes dans l'ouvrage de Carl Vogt, « *Untersuchungen über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel*, » 1860, Munich, dans l'introduction. Aucune partie de la science n'offre une littérature si riche; on remplirait un volume si l'on voulait tout critiquer; mais les principaux ouvrages sont bien connus. Je ne dirai que ce qui sera nécessaire pour aider à comprendre mes propres réflexions.



renfermant de l'humus) provient uniquement de l'acide carbonique de l'air ou de l'eau environnante; celui-ci est décomposé, et l'oxygène est exhalé sous l'influence de la lumière. Cette origine du carbone est maintenant absolument prouvée.

1) Les plantes qui ne peuvent pas décomposer l'acide carbonique à la lumière, ne forment pas une exception à la règle, car ou bien elles vivent aux dépens des produits assimilés par les plantes à chlorophylle (parasites sans chlorophylle), ou bien elles se nourrissent des produits de la décomposition d'autres organismes (plantes sans chlorophylle non parasites, par exemple beaucoup de gros champignons, *Monotropa*, *Neottia nidus-avis*); on peut également laisser de côté les quelques plantes à chlorophylle qui sont en même temps parasites (*Viscum album*, *Thesium*, plusieurs *Rhinanthacées*), ou qui ne peuvent vivre que sur un sol renfermant de l'humus. Si toutes les plantes que nous venons de nommer vivent exclusivement ou en partie de combinaisons organiques, il doit y avoir un agent qui crée ces combinaisons aux dépens du seul composé de carbone préexistant, l'acide carbonique. Cet agent, c'est la cellule à chlorophylle. Dans toutes les plantes ou fractions de plantes qui ne renferment pas de chlorophylle, une partie de la substance organisée est incessamment détruite par la respiration, et le carbone est exhalé sous forme d'acide carbonique. S'il n'y avait que des plantes sans chlorophylle, toute la matière organisée existante serait donc bientôt détruite, même sans l'intervention des animaux. Ainsi l'existence des êtres organisés n'est assurée que par ce fait que les cellules à chlorophylle produisent par l'assimilation plus de substance organisée que n'en détruit la respiration des animaux et des plantes. Si, sur un terrain donné, la quantité d'humus ne diminue pas malgré sa destruction incessante par l'oxygène de l'atmosphère et malgré la consommation que divers animaux et végétaux font de ses produits de décomposition, c'est parce que l'assimilation dans les plantes à chlorophylle est beaucoup plus active que les agents que nous venons de nommer.

2) Les faits suivants montrent bien qu'il y a des plantes qui prennent dans l'atmosphère tout le carbone nécessaire à leur développement :

a) La présence de lichens sur des rochers nus et même sur du verre; la végétation d'épiphytes à chlorophylle qui n'ont que des racines aériennes. Les petites quantités de poussières organiques qui peuvent se trouver dans l'atmosphère ne doivent

jouer aucun rôle, car on ne sait sous quelle forme elles pourraient pénétrer dans les plantes.

- b) La possibilité de cultiver dans de l'eau distillée, ne renfermant que les éléments des cendres, des plantes aquatiques à chlorophylle, telles que les Protococcacées, Palmellacées, Conferves. On voit en quelques semaines des cellules qui ne troublaient pas la transparence de l'eau, produire de grosses masses vertes, et cela même lorsqu'on empêche soigneusement l'accès des poussières organiques.
- c) La possibilité d'amener des plantes terrestres à augmenter aux dépens de l'acide carbonique de l'atmosphère, le poids de leur matière organisée dans un sol qui a été privé par calcination et lavage de tout reste organique (expériences de Bous-singault sur l'absorption de l'azote).
- d) La possibilité de cultiver des plantes (même celles qui vivent, en général, dans des terrains fumés) dans des solutions aqueuses qui ne renferment que les éléments des cendres et un nitrate ou un sel ammoniacal. On arrive ainsi à obtenir jusqu'à soixante fois le poids de la graine; la moitié au moins de ce gain est due au carbone, qui ne peut lui-même provenir que de l'acide carbonique de l'air.
- e) L'impossibilité pour toutes les plantes à chlorophylle d'augmenter leur substance organique sans décomposer de l'acide carbonique, c'est-à-dire de vivre dans l'obscurité.

J'ai montré dans le premier chapitre (§ 8) que le grain de chlorophylle est bien le siège de l'élimination de l'oxygène, de l'assimilation du carbone et, par conséquent, de la formation de toute substance organique, et que, de plus, c'est à la lumière qu'est due une partie des forces nécessaires pour vaincre les affinités chimiques du carbone et de l'oxygène; aucune plante, aucune cellule sans chlorophylle ne peuvent produire de la substance organique aux dépens de l'acide carbonique, puisqu'elles n'éliminent pas d'oxygène; elles ne vivent qu'aux dépens des produits assimilés par d'autres cellules (sur la même ou sur une autre plante), en y apportant souvent de nouvelles modifications; les cellules à chlorophylle n'éliminent l'oxygène que sous l'influence d'une lumière d'une certaine réfrangibilité, et, par conséquent, ne produisent pas de substance organique dans l'obscurité; quand une cellule a formé, aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, de la matière organisée, la formule de cette dernière montre qu'il y a eu élimination d'oxygène.

Il existe dans le règne végétal deux extrêmes, par rapport à la faculté, de créer de la matière combustible aux dépens de l'acide carbonique, ou d'absorber des substances déjà organisées, de les transformer et de les utiliser pour la croissance; entre ces deux points, il y a probablement des intermédiaires<sup>1</sup>. — L'un des extrêmes est représenté par les plantes qui sont en état de tirer tout leur carbone de l'acide carbonique, même pendant les périodes de végétation les plus actives; l'autre, par les plantes sans chlorophylle qui ne décomposent jamais d'acide carbonique et qui, par conséquent, tirent tout leur carbone de combinaisons organiques, plantes, ou parasites, ou se nourrissant des produits de décomposition d'autres organismes. Mais il n'est point contraire à la théorie de supposer que des plantes à chlorophylle qui décomposent l'acide carbonique, absorbent en même temps des substances organisées, et utilisent pour la formation de leurs organes le carbone provenant de ces deux sources<sup>2</sup>. C'est ce que font, dans un certain sens, tous les germes qui se nourrissent aux dépens d'un endosperme; ils tirent d'abord des principes élaborés de ce tissu, qui est très-distinct du leur, et peuvent ainsi développer leurs organes; mais dès que leurs feuilles se sont épanouies à la lumière, elles commencent à décomposer l'acide carbonique et les plantes s'accroissent par cette voie. Un parasite vit sur la plante qui le porte, comme le germe sur son endosperme; s'il n'a pas de cellules vertes, c'est de son support qu'il tire tous les composés carbonés dont il a besoin; mais s'il possède des feuilles vertes, pourquoi ne pas supposer qu'il en utilise les propriétés, en même temps que par ses suçoirs il tire des principes élaborés de la plante qui le porte? Quelques expériences de Pitra<sup>3</sup> semblent montrer que le gui forme lui-même presque toute sa substance organisée, et ne tire guère de son support que les éléments inorganiques. On peut donc bien penser que les plantes non parasites à feuilles vertes, qui vivent dans un sol très-riche, forment leur substance combustible en partie en absorbant des matières organisées, en partie en décomposant l'acide carbonique.

La simple observation que les cellules ou les plantes à chlorophylle dé-

<sup>1</sup> Voyez H. v. Mohl, *Veget. Zelle*, p. 237, etc.

<sup>2</sup> Le fait que l'humus ne cède que très-peu de substance organique à l'eau froide, ne prouve pas que les plantes ne puissent pas en absorber, pas plus qu'il ne faut conclure de ce que l'extrait aqueux du sol contient très-peu d'acide phosphorique et de potasse, que ces substances ne peuvent pas être absorbées. Nous ne savons point si ce sont les sels de l'acide ulmique qui sont importants pour les plantes; un organisme qui se décompose donne bien d'autres produits, et nous ne savons point quelle est la forme de ceux que la plante absorbe.

<sup>3</sup> Les différents degrés de parasitisme ont été jusqu'à présent trop négligés dans la théorie de la nutrition des plantes; voici les sources les meilleures: Charles Lory, « *Observ. sur la respir. et la struct. des Orobanches*, » *Ann. des Sc. nat.* 1847, VIII, 158. — Duchartre, « *Lathraea clandestina*, » *Comptes rendus*, 1843, XVII, 1328. — Hooker, sur le *Myzodendron*, *Ann. des Sc. nat.* 1846, V et VI. — Mitten, « *Thesium linophyllum*, » *ibid.* 1847, VII, 127. — Decaisne, « *Rhinanthacées*, » *ibid.* VIII, 5. — Pitra, « *Viscum album*, etc. » *Bot. Zeitg.* 1861, n° 9. — Duchartre, « *Monotropa*, » *Ann. des Sc. nat.* 1846, VI, 29. — Unger, « *Beiträge z. Kenntniss d. paras. Pfl.* » *Ann. des Wiener Museums*, II. — Uloth, « *Cuscuta*, » *Flora*, 1860, p. 257. — W.-H. de Vriese, « *Sur les Rafflesias Rochussenii et Patma*, » 1853. — Schacht, « *Beiträge zur Anat. und Physiol. der Pfl.* » 1854.

composent sous nos yeux l'acide carbonique, ne suffit pas tout à fait pour prouver l'entrée du charbon dans le végétal et toutes les importantes conséquences de ce fait; ce n'est que lorsqu'on sait, d'autre part, que certaines plantes tirent tout leur carbone de l'acide carbonique et que, finalement, c'est là l'origine de toute substance organique, que ce phénomène acquiert toute sa signification. — Ingenhouss<sup>1</sup> découvrit, vers 1779, que les racines, les fleurs, les fruits exhalent constamment de l'acide carbonique, tandis que les organes verts, au soleil ou à une lumière vive, laissent échapper de l'oxygène. Sennebiér<sup>2</sup> prouva que l'oxygène exhalé était dû à la décomposition de l'acide carbonique absorbé, dont les plantes gardent le carbone; l'acide carbonique produit par la respiration peut être aussi décomposé par les organes verts (l. c., p. 244). De Saussure confirma et étendit les vues de Sennebiér en employant de meilleures méthodes pour la détermination des quantités<sup>3</sup>; il montra que l'oxygène exhalé est toujours mêlé d'azote; que son volume est à peu près celui de l'acide carbonique décomposé; que l'acide carbonique mêlé à l'air en faibles proportions n'est favorable à la végétation que s'il est décomposé par les organes verts; il est donc nuisible aux germes et aux plantes vertes dans l'obscurité. « La présence de l'acide carbonique est indispensable à la végétation des parties vertes au soleil; elles périssent lorsqu'on enlève celui qui est produit par la plante avec l'oxygène de l'atmosphère. » Il s'agit ici de plantes cultivées dans de petits récipients; et plus loin « les plantes s'assimilent une partie de l'oxygène qui était contenu dans l'acide carbonique qu'elles décomposent. »

L'élimination de l'oxygène de l'acide carbonique par les parties vertes sous l'influence de la lumière a été reconnue par tous les observateurs. Seulement de Saussure s'est demandé si c'était vraiment une loi générale, en voyant les feuilles rouges de l'*Atriplex* exhaler aussi de l'oxygène; Corenwieder<sup>4</sup> a confirmé la chose pour les variétés à feuilles rouges de noisetier, de hêtre, de *Coleus*. Mais Cloëz<sup>5</sup> a rétabli les faits en montrant que, tout simplement, ces feuilles contenaient aussi de la chlorophylle. Il sépara avec des ciseaux les parties jaunes, vertes et rouges des feuilles d'*Amaranthus tricolor*, les exposa au soleil dans de l'eau saturée d'acide carbonique et trouva que les parties vertes seules exhalaient de l'oxygène; les feuilles d'*Amaranthus caudatus*, où les trois couleurs sont mêlées, fournissent, *cæteris paribus*, moins d'oxygène que les vertes. Il en conclut que l'acide carbonique n'est décomposé qu'en proportion de la matière verte contenue dans les feuilles. La coloration extérieure ne signifie rien, tant que, dans la sève, se trouvent des grains de chlorophylle. Le fait que l'acide carbonique est tantôt absorbé par les organes verts eux-mêmes, tantôt leur arrive par l'intermédiaire des racines, qu'il provient tantôt de l'air, tantôt de l'eau, trouvera sa démonstration dans les chapitres sur la diffu-

<sup>1</sup> « Ueber Ernährung der Pfl. und Fruchtbarkeit des Bodens, » traduit de Fischer. Leipsig, 1798, p. 57.

<sup>2</sup> *Physiol. végét.*, III, 197, etc.

<sup>3</sup> *Recherches chimiques*, etc., p. 53.

<sup>4</sup> *Comptes rendus*, 1863, p. 268.

<sup>5</sup> *Ibid.*, p. 834.

sion des gaz et la circulation de l'air dans les végétaux. Les plantes terrestres tirent probablement la plus grande partie de leur acide carbonique de l'air par le moyen des feuilles, ainsi que cela ressort de l'expérience bien connue de Boussingault<sup>1</sup> sur la vigne, de celles de de Saussure, de Daubeny<sup>2</sup>, de Vogel et de Wittwer<sup>3</sup>. Il est facile d'observer que les plantes aquatiques et les plantes terrestres mises dans l'eau en tirent de l'acide carbonique.

Le gaz produit s'échappe souvent dans les plantes submergées par les parties incolores et même par les racines (*Vallisneria*); il ne faut pas pour cela croire que ces dernières décomposent de l'acide carbonique; lorsqu'on les sépare du reste de la plante, cette exhalation ne se présente jamais; le gaz, une fois produit, traverse les espaces intercellulaires et de là sort par où il peut; dans les plantes terrestres, il rencontre les stomates, mais ceux-ci sont fermés dans l'eau, en sorte qu'il s'échappe par des déchirures accidentelles. Dutrochet<sup>4</sup> submergea une feuille coupée de *Nymphæa*; toutes les bulles de gaz sortirent par le pétiole, parce que les stomates étaient fermés; mais lorsque les feuilles nageaient dans leur position naturelle, ceux-ci se rouvraient et tout l'air passait par là. Si le gaz renfermé dans les espaces intercellulaires des plantes submergées ne rencontre pas d'ouverture accidentelle, il s'échappe lentement par diffusion; dans ces conditions, les gaz qui augmentent rapidement peuvent acquérir une tension considérable; si, sur une *Vallisneria* ou un *Ceratophyllum* exposés à la lumière sans rien pouvoir laisser échapper, on fait une piqûre à la place voulue, il s'établit un courant de bulles accompagné souvent d'un bruit assez fort.

La position des feuilles relativement à la source de lumière n'est pas indifférente, puisque la plupart d'entre elles ont une tendance à tourner leur face supérieure du côté du jour (héliotropisme); dans de pareilles feuilles, le tissu vert près de la face supérieure est assez différent de celui de la face inférieure (dans des feuilles perpendiculaires ou peu héliotropes, iris, jacinthe, graminées, la différence est presque nulle). Suivant Dutrochet<sup>5</sup>, une feuille de *Nymphæa* qui produisait dans l'eau 24 bulles par minute à la lumière diffuse, en donna dans le même temps 10, lorsque la face inférieure fut tournée en haut; le jour suivant, seulement 5 ou 6; le troisième 2, et le quatrième plus rien; au bout d'une semaine, la face supérieure fut de nouveau tournée vers la lumière, et le dégagement recommença deux jours après.

J'ai déjà traité, dans le premier chapitre, de l'influence de l'intensité lumineuse. Dutrochet (*Mém.* I, 342) a montré qu'à la lumière diffuse, les *Nymphæa alba*, *Potamogeton*, *Myriophyllum spicatum*, *Hydrocharis morsus ranæ* dégagent des bulles d'un gaz dans lequel l'oxygène est en plus forte proportion que dans l'air; toutes les plantes qui vivent à l'ombre doivent bien pouvoir décomposer l'acide carbonique sans l'aide du soleil.

<sup>1</sup> Économie rurale, I, 40.

<sup>2</sup> Philos. Transactions, 1836, I, 149.

<sup>3</sup> Abhandl. d. k. bayer. Akad. der Wiss. zu München, VI, 1851 et 1852, p. 265.

<sup>4</sup> Mémoires, I, 341.

<sup>5</sup> Mémoires, I, 354.

J'ai aussi parlé de l'influence de la température; F. de Faucoupret <sup>1</sup> a essayé d'exprimer par une formule empyrique les rapports de la décomposition de l'acide carbonique avec la lumière et la chaleur; dans l'expression  $Q = A + Ct^2$ , Q représente l'acide carbonique absorbé dans un temps donné; A est un coefficient indépendant de la température, mais variant suivant la lumière et l'espèce de la plante; C ne dépend que de la lumière. Pour le *Laurus Tinus* les chiffres sont par exemple :

Dans l'obscurité . . . . Q = 0,733 + 0,0003 t<sup>2</sup>

A la lumière diffuse . . Q = 0,213 + 0,00021 t<sup>2</sup>

Au soleil . . . . . Q = 0,627 + 0,00014 t<sup>2</sup>

Si la température est inférieure à 0°, Ct<sup>2</sup> devient négatif. — Boussingault <sup>2</sup> crut avoir trouvé dans le gaz exhalé, à côté de l'oxygène, une combinaison combustible de carbone; mais Cloëz <sup>3</sup> montra que cela n'est jamais le cas dans les plantes qui se trouvent dans des conditions tout à fait normales (par exemple, *Potamogeton perfoliatum* dans l'eau courante); Boussingault <sup>4</sup> se rendit à ces raisons et maintint seulement que les plantes terrestres submergées (par conséquent placées dans des conditions anormales) exhalent, outre l'azote et l'oxygène, de l'oxyde de carbone.

Le gaz exhalé par suite de la décomposition de l'acide carbonique n'est jamais de l'oxygène pur, mais renferme toujours aussi de l'azote; la proportion de ce dernier augmente à mesure que l'activité du phénomène diminue (voyez Daubeny, l. c.); Unger <sup>5</sup> a montré que cet azote provient de l'air qui a pénétré dans la plante. Malgré cela il se peut fort bien que Cloëz et Gratiolet <sup>6</sup> aient raison en disant que les plantes aquatiques exhalent toujours de l'azote, même quand l'eau ne contient pas d'air: ce serait alors un produit de décomposition des tissus.

De Luck (Rochleder, *Chemie und Physiologie d. Pfl.* p. 106) a démontré que les parasites à chlorophylle décomposent aussi de l'acide carbonique; deux onces de rameaux de gui, plongés dans de l'eau renfermant de l'acide carbonique, exhalèrent au soleil en deux heures 20 cent. cubes de gaz qui se composait de 61,5 % d'oxygène, 8,8 % d'acide carbonique, 29,7 % d'azote. — Quant aux plantes dénuées de chlorophylle, c'est en vain, que jusqu'à présent on a cherché à y observer un dégagement d'oxygène; elles emploient, au contraire, une grande quantité de ce gaz en consommant par la respiration une partie de leur substance organique; elles exhalent comme les germes de l'acide carbonique et de l'eau (?); le soleil augmente l'intensité du phénomène, en élevant la température <sup>7</sup>.

§ 38. *L'hydrogène*, qui, comme le carbone, ne fait défaut à aucune combinaison organique (à l'exception de l'acide oxalique anhy-

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1864, LVIII, 334.

<sup>2</sup> Ann. de Chimie et Physique, 3<sup>e</sup> série, 1862, LXVI.

<sup>3</sup> Comptes rendus, 1863, LVII, 354.

<sup>4</sup> Ibid., p. 413.

<sup>5</sup> Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1853, Bd. X, 414.

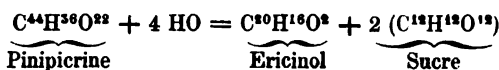
<sup>6</sup> Ann. de Chimie et Physique, XXXII, 41.

<sup>7</sup> V. « Respiration » et Lory, Ann. des Sc. nat. 1847, VIII, 158.

dre) peut provenir de deux sources d'importance très-inégale : l'eau et l'ammoniaque. Nous n'avons aucune raison de penser que les combinaisons non azotées de la plante se procurent leur hydrogène autrement qu'en décomposant l'eau, et comme ce sont elles qui forment la grande masse des produits de l'assimilation, c'est dans l'eau qu'il faut chercher la source principale de l'hydrogène de la substance organique. Cependant, comme dans certains cas les sels ammoniacaux servent à la formation de l'albumine et comme beaucoup de produits azotés de l'assimilation sont des dérivés de l'ammoniaque, l'hydrogène provenant de cette source mérite bien d'être pris en considération. — Si la plus grande quantité de l'hydrogène de la plante provient de l'eau, une partie de l'oxygène qui était combiné avec lui doit être mis en liberté. Probablement qu'une partie de l'oxygène exhalé par les plantes provient de la décomposition de l'eau ; il ne s'en échapperait alors qu'un des deux atomes contenus dans l'acide carbonique. Pour beaucoup de combinaisons créées dans les plantes, la décomposition de l'eau s'explique d'elle-même ; dans toutes celles qui contiennent moins d'oxygène qu'il n'en faut pour se combiner avec leur hydrogène (acides gras), ou dans celles qui n'en contiennent point du tout, tout ou partie de l'oxygène de l'eau s'échappe avec celui de l'acide carbonique ; mais il n'est pas nécessaire qu'il sorte de la plante, puisqu'on peut toujours se représenter qu'un corps composé de carbone, d'hydrogène et d'oxygène se scinde en deux composés, l'un fortement et l'autre faiblement oxygénés <sup>1</sup>.

L'eau ne sert pas seulement à la nutrition, en tant qu'elle fournit l'hydrogène et une partie de l'oxygène nécessaire aux combinaisons organiques ; toutes les parties de la cellule en sont pénétrées, et elle entre toujours pour une certaine proportion dans la structure moléculaire de la cellulose, du protoplasma, du nucléus, de l'amidon, des grains de chlorophylle, etc. Tous ces composés n'existent que grâce à l'association de leur substance organique avec une certaine quantité de molécules d'eau ; si cette dernière est en partie ou en totalité enlevée, cellulose, protoplasma, etc. perdent toute

<sup>1</sup> Par exemple : la pinipicrine, principe amer du *Pinus sylvestris*, se scinde en éricinol et en sucre :



Voyez à ce sujet : Rochleder, « *Phytochemie*, » 1854, p. 325.

vitalité; l'eau joue dans la formation des plantes le même rôle que dans beaucoup de cristaux, et l'on peut parler de l'eau d'organisation avec autant de raison que de l'eau de cristallisation. — En outre, c'est par le moyen de l'eau que certaines dissolutions s'effectuent dans les cellules; c'est elle qui transporte les combinaisons d'un point à l'autre de la plante; enfin, toute cellule close a besoin au moins d'un certain minimum d'eau pour maintenir ses parois en état de tension; je reviendrai là-dessus dans le chapitre sur la tension des tissus.

§ 39. *L'oxygène* ne peut être compté au nombre des principes nutritifs, qu'en tant que faisant partie de la formule de certaines combinaisons organiques; il concourt par là à l'augmentation de poids de la matière sèche de la plante. Celui qui pénètre de l'extérieur agit comme oxydant, en formant de l'acide carbonique et de l'eau aux dépens de la matière organisée; il tend à diminuer le poids sec de la plante, et ne peut pas être regardé comme principe nutritif; le rôle qu'il joue dans ce cas doit être désigné sous le nom de « respiration » et être ainsi opposé à la « nutrition; » ces deux phénomènes sont aussi importants l'un que l'autre pour la plante, mais le premier ne fait point partie intégrante du second. Quand une graine germe sous l'influence de la chaleur en absorbant de l'eau distillée et de l'oxygène, elle perd en poids sec, parce que l'oxygène détruit une partie de sa substance organisée; c'est donc contraire au sens ordinaire du mot nutrition que d'y assimiler ce phénomène.

Mais l'oxygène, partie intégrante des graisses, de l'albumine, des hydrates de carbone, etc., est un principe nutritif; son origine est suffisamment expliquée par le fait que, comme nous l'avons dit, la plupart des principes nutritifs sont absorbés sous forme de combinaisons oxygénées; ils contiennent même une plus forte proportion de ce gaz que cela n'est nécessaire pour la formation de la substance végétale. Si, malgré cet excès d'oxygène, que la plante rejette par l'assimilation, elle en absorbe encore sous forme gazeuse, ce dernier est évidemment destiné à d'autres fonctions que celui qui a pénétré avec les composés nutritifs (v. Respiration).

§ 40. *L'azote* est bien absorbé par les plantes sous forme de gaz libre, dans l'atmosphère, mais ce n'est point ainsi qu'il est utilisé pour la nutrition; lorsqu'il s'agit de produire les combinaisons azotées de la plante et particulièrement l'albumine, ce gaz doit pénétrer dans la cellule avec d'autres éléments et en particulier sous la forme d'acide nitrique ou de sel ammoniacal. On ne sait si l'azote



des combinaisons organiques elles-mêmes peut être utilisé pour la nutrition par les plantes non parasites.

Liebig<sup>1</sup> a désigné le premier, et en s'appuyant sur des raisons théoriques, les combinaisons ammoniacales (et les nitrates qui en dérivent) comme la source la plus importante de l'azote des plantes. Th. de Saussure<sup>2</sup> supposait déjà que l'azote atmosphérique n'est pas utilisé par les plantes comme principe nutritif. Boussingault<sup>3</sup> l'a prouvé par ses expériences sur la végétation, prolongées pendant des années; ces résultats ont été confirmés par ceux qu'ont obtenus Gilbert, Lawes et Pugh; les recherches faites, soit en employant un sol stérile, soit avec de l'eau distillée, ont toutes prouvé qu'un sel ammoniacal ou encore mieux un nitrate suffit parfaitement pour produire toutes les substances azotées des plantes (en présence naturellement des autres principes nutritifs). Tout cela n'est vrai que pour le plus grand nombre des plantes à chlorophylle; on ne sait si les parasites et les plantes sans chlorophylle vivant sur de l'humus absorbent leur azote sous forme d'ammoniaque, d'acide nitrique ou de combinaisons organiques; peut-être même que beaucoup d'autres plantes utilisent aussi ces dernières.

Grâce à la grande publicité dont jouissent les ouvrages de Boussingault et de Liebig, je n'ai pas besoin de m'étendre à leur sujet; ce serait sortir du plan de cet ouvrage que de m'occuper de la question déjà si abondamment traitée de l'origine des sels ammoniacaux et des nitrates de la plante; de discuter si, par telle ou telle méthode, elle en absorbe suffisamment, etc.; tout cela est du ressort de la physiologie appliquée; la question théorique est uniquement ceci: La plante, pour suffire à la formation de ses substances azotées, peut-elle ou doit-elle absorber de l'azote libre, des nitrates, de l'ammoniaque ou des combinaisons organiques? — Dans la persuasion que ceux de nos lecteurs qui s'occupent spécialement de physiologie connaissent les ouvrages de Boussingault, je me bornerai à esquisser ici une de ses nombreuses expériences, pour montrer de quelle manière et avec quels soins il faut travailler pour arriver à prouver que

<sup>1</sup> Liebig, Die Chemie in ihr. Anw. auf Agric. und Phys., 1865, I, 54 et 55 (remarque).

<sup>2</sup> Th. de Saussure (Recherches chimiques, p. 207) a le mérite d'avoir mis le premier en doute le rôle de l'azote de l'atmosphère comme principe nutritif; son idée que l'azote était toujours absorbé sous forme de combinaison organique, se trouve en contradiction avec la théorie de Liebig et avec les expériences modernes.

<sup>3</sup> Par ces travaux ont été réfutées les anciennes idées de Boussingault lui-même et les expériences de George Ville, d'après lesquelles les plantes cultivées assimilaient une notable quantité d'azote atmosphérique. G. Ville, Recherches expérimentales sur la végétation. Paris, Masson, 1857.

les plantes n'emploient pas l'azote libre de l'atmosphère pour l'augmentation de leur substance azotée<sup>1</sup>.

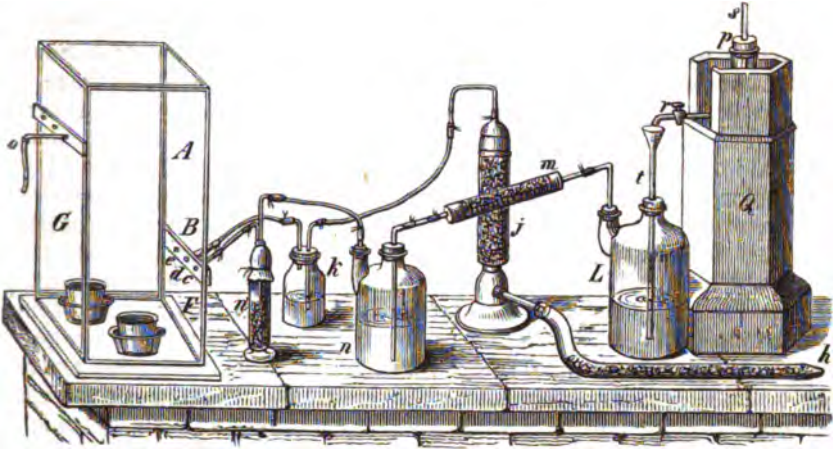


Fig. 15.

Dans la cage de verre A (fig. 15), du contenu de 124 litres, sont des vases à fleurs de quatre décilitres reposant sur un socle de marbre. Les vases contiennent comme sol de la pierre ponce calcinée mêlée à des cendres et humectée avec de l'eau distillée. Les graines sont semées dans ce sol, qui ne contient pas d'azote. La paroi de la cage est interrompue en B 20 cent. au-dessus de la base par une barre de fer vernie (les bordures en fer de la cage sont aussi vernies) dans laquelle sont percés des trous *c*, *d*, *e*, qui peuvent recevoir des bouchons garnis de suif. Par *c* pénètre de l'acide carbonique, par *d* de l'air atmosphérique; à travers *e* on arrose les plantes et l'on enlève les feuilles qui tombent. La portion *F* située au-dessous de *B* est fixée avec du ciment de manière à pouvoir être aisément enlevée et remise en place; elle sert de porte pour entrer et sortir les plantes. La paroi *G* est également coupée par une barre de fer vernie portant un tube *o*, qui communique avec un aspirateur de 500 litres. L'air qui est attiré par l'aspirateur entre par *h* pour arriver à l'ouverture *d*; il traverse le tube *h* rempli de fragments de pierre ponce imbibés d'acide sulfurique, pour détruire les poussières organiques et retenir l'ammoniaque; il passe ensuite dans le verre *j*, également plein de pierre ponce et d'acide sulfurique; mais ce dernier ne s'écoule et être renouvelé; de là, l'air arrive dans la bouteille de lavage *k*; au contact de l'eau distillée il se charge de nouveau de vapeur qu'il avait perdue dans l'acide sulfurique; la bouteille *k* est aussi destinée à montrer si l'appareil est bien clos, et s'il ne pénètre dans la cage que de l'air ayant passé par *h* et par *j*. Pour s'en assurer, on place le doigt en *h*, et l'on fait fonctionner l'aspirateur; aucune bulle ne doit traverser *k*. — L'acide carbonique qui pénètre par l'ouver-

<sup>1</sup> Boussingault, *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, I, 69. L'appareil copié de la planche I, fig. 3, a été, pour plus de clarté, quelque peu simplifié.

ture *c* est produit dans la bouteille *L* ; il traverse d'abord le tube *m*, rempli de nouveau de craie, pour retenir les gouttelettes d'acide qui ont pu sortir avec le gaz ; il passe ensuite dans la bouteille *n*, où il est lavé dans une dissolution de bicarbonate de soude, et, pour plus de sûreté, il trouve encore sur sa route la bouteille *n'* remplie de fragments de pierre ponce imprégnés de la même substance. Le bicarbonate est préparé en chauffant au rouge du carbonate de soude, celui du commerce étant rarement tout à fait exempt d'ammoniaque. Pour la même raison, on calcine la craie d'Espagne employée pour la préparation du ciment de *F*, lequel, pour plus de sûreté, est encore recouvert de suif. L'emploi du ciment à vitre ordinaire doit être autant que possible évité, parce qu'il contient toujours des substances organiques qui, en se décomposant, produisent du carbonate d'ammoniaque. L'acide carbonique est préparé dans la bouteille *L* par l'action de l'acide chlorhydrique faible sur la chaux, ou de l'acide sulfurique sur le bicarbonate de soude ; il faut qu'il y ait dans la cage *A* 2 à 3 pour cent en volume d'acide carbonique ; ce gaz doit donc arriver avec une vitesse correspondant à celle de l'air. Voici comment cette condition peut être réalisée : Boussingault estima combien d'acide carbonique serait produit par 100 cent. cubes de l'acide concentré ; il ajouta de l'eau jusqu'à concurrence de 2 litres, et remplit du mélange dilué la bouteille *p* sur le support *Q* ; il régla la sortie de l'acide au moyen d'un tube de Mariotte *s*, dont l'extrémité inférieure se trouvait à 1 cent. au-dessus de l'embouchure du robinet *r*. L'acide tombait goutte à goutte dans le tube *t* ; le robinet *r* était placé de façon que cela durait quelques heures. La bouteille *p* trouvait dans le bloc de grès *Q* non-seulement un support solide, mais encore un abri contre la chaleur du soleil, qui aurait amené un écoulement plus rapide. Les autres verres étaient protégés par un rempart de briques. C'est ainsi que l'expérience put se continuer en plein air, pendant quatre mois, sans accident. — Avant chaque expérience, les vases et la pierre ponce étaient chauffés au rouge, et refroidis sous une cloche, en présence d'acide sulfurique, pour les empêcher d'absorber de l'ammoniaque de l'atmosphère. Les cendres employées pour la nutrition provenaient de lupins et de fèves mêlées à de la cendre de fumier lavée ; on prenait toujours garde qu'elles ne continssent ni charbon ni azote.

En analysant des graines en tout semblables à celles sur lesquelles portait l'expérience, Boussingault se rendait compte de la quantité totale d'azote qui était introduite dans l'appareil. Si une des graines ne germait pas, mais pourrissait pendant l'expérience, elle servait à la nutrition des autres, et il tenait spécialement compte de ce fait. — Des sept expériences qu'il fit avec cet appareil, je citerai la troisième, qui me paraît la plus instructive.

Une fève (*Phaseolus nanus*), pesant 0,748 gr., fut semée le 14 mars 1854, après que la pierre ponce eut reçu 0,2 gr. de cendres végétales et 1 gr. de cendre de fumier. Le 12 juin, les feuilles primordiales étaient grandes et charnues ; la plante comptait, en outre, six feuilles ordinaires d'un aussi beau vert que celles qui s'étaient développées en plein air. Les cotylédons étaient jaunes. Le 22 juin, les cotylédons étaient fanés, les feuilles primordiales presque décolorées ; six nouvelles feuilles s'étaient épanouies. Le 1<sup>er</sup> juillet, des fleurs commencèrent à paraître ; il y avait

alors neuf feuilles entièrement développées, trois à demi et six encore très-jeunes. Depuis la chute des cotylédons et des feuilles primordiales, les autres feuilles avaient commencé à pâlir ; la plante porta huit fleurs, dont deux s'ouvrirent. Le 15 juillet, deux légumes de 3 cent. de longueur sont formés ; les feuilles ont encore pâli et plusieurs sont tombées ; il y en a encore neuf normales et douze petites. Le 24 juillet, un des légumes s'était sensiblement développé ; l'autre, resté stationnaire, commençait à se détacher. Les feuilles continuaient à pâlir et à tomber en proportion de la croissance du fruit. Depuis le 12 août, aucune nouvelle feuille ne parut ; le légume était jaune ; le 17 août il était mûr. La plante fut alors arrachée après une végétation de trois mois ; sa tige avait 28 cent. de hauteur et 6<sup>mm</sup> de diamètre à la base. Le légume avait 6 cent. de longueur et 7<sup>mm</sup> de largeur ; il contenait deux graines blanches bien conformées, mais fort petites ; elles ne pesaient chacune que 0,06 gr., un douzième à peine de la graine mère. — 54,000 litres d'air avaient traversé l'appareil pendant la durée de l'expérience. — La plante sèche pesait 2,847 gr., 3,8 fois autant que la graine. Le contenu en azote se décomposait comme suit :

Dans la plante . . . . .	= 0,0330 gr.
Dans le sol . . . . .	= 0,0011 »
Total. . . . .	= 0,0341 »
Dans la graine . . . . .	= 0,0335 »
Gain pendant l'expérience. . . . .	= 0,0006 »

En tenant compte de toutes les circonstances, ces chiffres montrent « qu'il n'y a pas eu d'azote fixé pendant la végétation. » La plante a cependant parcouru toutes les phases de son existence, et a presque quadruplé son poids initial ; mais cette augmentation ne regarde que les substances non azotées ; de nombreuses expériences, faites tantôt avec de l'air renfermé, tantôt en permettant l'accès de l'atmosphère, conduisirent au même résultat. Il est encore confirmé par les recherches de Lawes, de Gilbert, de Pugh<sup>1</sup>, qui, en partant toujours des mêmes principes et en s'entourant de toutes les précautions possibles, varièrent de différentes façons les conditions de végétation.

Boussingault (l. c., p. 340) montra aussi que les champignons, dans la fermentation, n'absorbent pas pendant leur vie d'azote atmosphérique, bien qu'une partie de celui-ci se perde dans la liqueur (pas comme ammoniacale). Il sépara la caséine du lait, et laissa le sérum exposé à l'air ; les champignons s'y développèrent, et il y eut finalement une végétation abondante de *Penicillium glaucum*. Le liquide acide contenait ce dont ces organismes avaient besoin : de l'albumine, du phosphate, de la potasse, de la chaux, de la soude, de la magnésie, du fer et de l'eau. En estimant le contenu en azote d'une certaine quantité de sérum, il calcula combien en renfermait la totalité de la liqueur ; à la fin de l'expérience, il compara ce qui restait dans le sérum avec ce qu'il y en avait dans les champignons.

<sup>1</sup> • On the sources of nitrogen of vegetation with special reference to the question whether plants assimilate free or uncombined nitrogen. » Philos. Transact., 1861, CLI, part. II.

Le même auteur montra encore, par des expériences soignées, que des nitrates employés comme source unique d'azote suffisent pour produire pendant la végétation une quantité considérable de matière azotée<sup>1</sup>. Les travaux du prince de Salm-Horstmar<sup>2</sup> conduisaient déjà aux mêmes résultats. De pareilles expériences ne sont concluantes que si l'on éloigne toute autre source d'azote, et si l'on prend des précautions pour qu'une partie du nitrate ne puisse pas se transformer en sel ammoniacal. Je citerai encore, comme exemple, une expérience de Boussingault<sup>3</sup>.

*Expérience avec des Lupins :*

10 mai 1855, le sol se composait de :

Petits cailloux roulés. . . . .	=	424,0	gr.
Briques pilées. . . . .	=	709,5	»
Sable quartzeux. . . . .	=	391,0	»
		<hr/>	
		1524,5	»

Il avait reçu :

Cendres lavées . . . . .	=	1,3	gr.
Cendres alcalines. . . . .	=	0,2	»

Une graine de lupin pesant 0,302 gr. fut semée dans ce mélange ; elle se développa à l'air libre, mais protégée contre la pluie ; elle fut arrosée avec de l'eau renfermant de l'acide carbonique. Le 2 août, les cotylédons étaient fanés et les feuilles inférieures décolorées. La plante était assez vigoureuse, haute de 12 cent. et portait 14 feuilles. Poids sec : 1,415 gr., environ cinq fois celui de la graine.

Azote dans la plante. . . . .	=	0,0166	gr.
» le sol. . . . .	=	0,0040	»
		<hr/>	
		0,0206	»
Azote dans la graine . . . . .	=	0,0170	»
Gain . . . . .	=	0,0036	»

Par cette expérience et par une autre, faite simultanément sur le cresson, il était bien prouvé que, dans des conditions pareilles, la plante n'absorbe qu'une très-faible quantité d'azote, dû surtout au sol, qu'il est impossible de maintenir dans un état de stérilité complète. Pour les deux expériences comparatives faites sur l'*Helianthus annuus*, la masse du sol était beaucoup moins considérable.

*Expériences avec l'Helianthus annuus.*

Commencées le 20 mai 1855.

I. Deux graines pesant 0,062 furent placées dans un pot de terre cuite, dans du sable calciné (sable : 197,9 gr. ; pot : 74,90 gr.) qui avait reçu :

<sup>1</sup> On savait depuis longtemps que les plantes absorbent les nitrates et vivent fort bien près des salpêtrières, mais cela ne tranchait pas la question.

<sup>2</sup> Versuche und Resultate über die Nahrung der Pfl. Braunschweig, 1856, p. 26.

<sup>3</sup> Boussingault (l. c. 163 à 181). Je laisse de côté la description des précautions à observer, pour l'analyse de la plante et du sol.

Cendres alcalines. . . . .	= 0,1 gr.
» lavées . . . . .	= 1,0 »
Nitrate de potasse . . . . .	= 0,05 »

L'arrosage fut fait d'abord avec de l'eau pure, plus tard avec de l'eau saturée d'acide carbonique. Les plantes se développaient en plein air sous un toit de verre. — Le 6 juin, les plantes avaient fait de tels progrès qu'il sembla nécessaire de rajouter au sol 0,06 gr. de nitrate de potasse dissous dans l'eau; le 21, 28 juin, 19, 21, 31 juillet furent rajoutés encore chaque fois 0,02 gr. de nitrate. Le 19 août, la plus grande plante avait 0,72 cent. de haut et portait un bouton floral dont les pétales étaient déjà jaunes. La plus petite plante avait 50 cent. de hauteur; sept feuilles sèches (longueur 7 cent., largeur 4) et sept fraîches, plus trois petites sous le bouton. Le 22 août, l'expérience fut terminée par un accident (le sommet d'une des plantes fut brisé). Le poids sec total était de 6,685 gr., 108 fois celui des graines. Le sol avait reçu en tout 1,11 gr. de nitrate.

II. Le 10 mai 1855, deux graines d'*H. annuus*, pesant 0,068 gr., furent semées dans du sable calciné qui contenait :

Cendres alcalines. . . . .	= 0,1 gr.
» lavées . . . . .	= 1,0 »

mais point de nitrate.

Arrosage : avec de l'eau saturée d'acide carbonique; le vase était placé à côté du précédent. Le 6 juin, les tiges avaient 4 et 6 cent. de hauteur et portaient chacune deux feuilles caulinaires de 2,5 cent. de longueur et 1,2 de largeur. Les cotylédons étaient d'un vert pâle; le 15 juin, ils étaient tout à fait décolorés. Jusqu'au 21 juin, très-peu de progrès; le 4 juillet, une des plantes mourut; elle ne portait que deux feuilles; elle fut desséchée. Le 21 juillet, la plante encore vivante avait 13 cent. de hauteur, et portait deux feuilles très-pâles de 1 cent. de long sur 7<sup>mm</sup> de large (au même moment, une des plantes du n° I avait 52 cent. de hauteur et portait 11 feuilles); le 31 juillet, deux petites feuilles pâles s'épanouirent; le 22 août, encore trois. La tige avait alors 20 cent. de hauteur et était très-mince; la plus grande feuille avait 2 cent. sur 7<sup>mm</sup>.

La plante morte le 4 juillet pesait sèche. =	0,110 gr.
L'autre. . . . . =	0,215 »
Total. . . . . =	0,325 »

soit 4 <sup>1</sup>/<sub>3</sub> fois le poids de la graine.

Calcul de l'azote du n° I :

Dans 1,110 gr. de KO, NO <sub>3</sub> . . . . . =	0,1536 gr.
Dans 0,062 gr. de graines . . . . . =	0,0019 »
Azote disponible . . . . . =	<b>0,1555</b> »
Dans 6,685 gr. mat. sèche de la plante. =	0,1126 »
Dans 242,8 gr. de vase et de sol . . . . =	0,0452 »
Azote récolté . . . . . =	<b>0,1578</b> »
Gain pendant l'expérience. . . . . =	0,0023 »

Si la plante a puisé dans le nitrate tout l'azote que renfermait son albumine et sa caséine, elle a dû absorber 0,8026 gr. de ce sel. Elle semble avoir absorbé un équivalent de potasse pour chaque équivalent d'azote assimilé (?); on a retrouvé dans le sol tout le nitrate que la plante n'avait pas employé. L'influence de ce sel a été visible dès le début de la végétation.

Calcul de l'azote du n° II :

Dans la plante sèche. . . . .	= 0,0022 gr.
Dans le sol . . . . .	= 0,0035 »
	<b>0,0057 »</b>
Dans la graine. . . . .	= 0,0021 »
Gain . . . . .	= 0,0036 »

De ces expériences et d'autres faites sur le cresson, Boussingault conclut que les nitrates agissent sur la végétation avec autant et peut-être plus d'énergie que les sels amoniacaux <sup>1</sup>.

Sans être aussi précises que celles de Boussingault, les expériences faites avec des plantes terrestres cultivées dans des solutions aqueuses ont donné aussi de bons résultats. Dans les nombreuses recherches que j'ai faites sur ce sujet, il était toujours évident que, *cæteris paribus*, la végétation devenait beaucoup plus active, que le poids sec augmentait notablement lorsque, indépendamment des éléments des cendres, on ajoutait un nitrate au mélange nutritif. La plante de *Phaseolus nanus* dont j'ai déjà parlé, que j'ai élevée en 1861, et qui portait six graines et pesait sèche 18,4681 gr., avait reçu son azote sous forme de nitrate de potasse; de même pour une plante de maïs qui portait quarante-deux graines et pesait 29,875 gr. poids sec (augmentation dans le rapport de 1 à 164 <sup>2</sup>); dans les deux cas, tout accès n'était pas fermé à l'ammoniacque de l'air; mais son rôle est très-faible, puisque, par son influence seule, on ne réussit jamais à élever des plantes. Knop, qui obtint jusqu'à 50,288 gr. de poids sec, mêlait aux autres éléments des cendres du nitrate de potasse et de chaux. Nobbe éleva également sa plante de blé noir jusqu'à 200 fois le poids de la graine, sans sels ammoniacaux (landw. Versuchsstat. 1862, cahier XII, p. 339). Stohmann <sup>3</sup> cultiva quatre plantes de maïs dans des solutions qui contenaient des nitrates, mais pas d'ammoniacque; il obtint en matière sèche 132,5 fois le poids de la graine.

L'ammoniacque et l'acide nitrique se rencontrent, surtout le dernier, souvent dans la sève des plantes vivantes. Liebig trouva des sels ammoniacaux dans la sève du bouleau et de l'érable (l. c. I, p. 66). P. de Candolle mentionne déjà une liste de plantes dont la sève renferme du nitrate de potasse <sup>4</sup>. D'après Boussingault, on en rencontre dans le tabac, l'*Helianthus*, la vigne, le noyer, le hêtre, le charme, le bananier, le suc laiteux de l'*Hura crepitans*; naturellement, on ne peut constater la présence de ce sel que si les racines l'absorbent plus vite que les cellules ne le décomposent; on le trouvera donc surtout chez les plantes qui croissent dans des

<sup>1</sup> Ville (l. c. p. 50). « A égalité d'azote, le nitre agit plus que les sels ammoniacaux. »

<sup>2</sup> Voyez p. 138.

<sup>3</sup> *Agronomische Zeitung*, 1864, p. 323.

<sup>4</sup> *Physiolog.* I, p. 387.

terrains riches en salpêtre. Elles peuvent en absorber des quantités extraordinaires sans en paraître incommodées. On peut déjà remarquer ce fait dans les expériences, et Boussingault (I. c., p. 158) raconte que le tabac qui croît dans les salpêtrières près de Mazulipatam est tellement chargé de nitrate de potasse, que ses feuilles en sont blanches; la moelle d'un *Helianthus* qui avait cru dans les mêmes conditions, en renfermait une si forte proportion que, jetée au feu, elle détonait violemment; le reste de la plante en contenait très-peu.

Le carbonate d'ammoniaque peut servir à la formation d'autres sels ammoniacaux et des nitrates, mais il est douteux que les plantes l'absorbent directement; les racines et les tiges sont tuées par lui à doses si faibles, qu'on ne comprendrait pas comment, même en un temps très-long, la plante pourrait en absorber assez pour la formation de son protoplasma.

Les travaux de Boussingault, Liebig, Bineau, Barral ont montré que la plante rencontre ordinairement dans le sol et dans l'eau des sels ammoniacaux et des nitrates, et absorbe tour à tour ou simultanément ces deux ordres de composés. Liebig a démontré théoriquement que l'ammoniaque et les nitrates qui en dérivent sont les combinaisons azotées les mieux appropriées à l'assimilation des plantes. Rochleder<sup>1</sup> a expliqué la chose très-clairement. « Il est facile de faire dériver de l'ammoniaque, les combinaisons de l'azote avec d'autres éléments, et il est bien plus commode pour la plante de tirer ses combinaisons azotées de l'ammoniaque que de l'azote libre. Une deuxième circonstance milite en faveur de la relation des substances végétales azotées avec l'ammoniaque. Ces combinaisons peuvent être ou des bases énergiques comme la morphine, ou des bases faibles comme la pipérine ou la caféine, ou des corps indifférents comme l'essence de moutarde, ou des acides faibles comme l'asparagine. Tous ceux de ces corps dont la constitution m'est un peu connue sont évidemment des dérivés de l'ammoniaque. Quelques-uns, comme l'asparagine, ne sont autre chose que le produit de la combinaison d'un acide et de l'ammoniaque avec élimination d'hydrogène et d'oxygène sous forme d'eau. Aussi l'asparagine ne se trouve-t-elle que là où se rencontre aussi l'acide malique, qui lui-même peut en être extrait (Piria). La portion azotée de beaucoup de bases organiques peut être, par des réactions appropriées, séparée sous forme de méthylamine (Rochleder, Würtz, Anderson, Wertheim) ou de bases analogues. Ces bases volatiles ne sont que de l'ammoniaque dans lequel une partie de l'hydrogène a été remplacée par des radicaux organiques (A.-W. Hoffmann, Würtz), comme nous pouvons le reproduire artificiellement. L'essence de moutarde contient, comme la sinapine, l'azote sous la forme d'une combinaison de cyanogène. Mais le cyanogène est un dérivé de carbonate d'ammoniaque par élimination d'eau, et, dans des circonstances favorables, il peut se retransformer. Le fait que des substances végétales azotées dérivent de l'ammoniaque, prouve la façon dont elles doivent se développer. Les combinaisons végétales, qui sont répandues d'une manière plus générale que celles que nous venons de considérer, reconnaissent aussi l'ammoniaque comme leur point de départ. Non-seulement les matières albumineuses produisent de l'ammo-

<sup>1</sup> *Chemie u. Phys.* d Pfl. p. 115-116.



niaque par la putréfaction et par la distillation sèche, mais encore sous l'influence des substances oxydantes, elles fournissent de la valéronitrile (dérivée du valérianate d'ammoniaque), de l'acide cyanhydrique dérivé du formiate d'ammoniaque, etc. ; elles produisent aussi, dans certains cas, de la leucine, produit du désoufrage de la thialdine ; cette dernière peut se décomposer en aldéhyde, acide sulfhydrique et ammoniaque. »

§ 41. *Le soufre* est une des parties constituantes de l'albumine et, par conséquent, un élément indispensable du protoplasma ; il se rencontre, en outre, dans beaucoup de combinaisons organiques telles que l'essence d'ail, d'Assa foetida, de moutarde. « La seule source d'où il puisse provenir est l'acide sulfurique des sulfates du sol. » — « Le fait que l'acide sulfurique doit être décomposé n'est point un argument contre cette hypothèse, puisque l'eau et l'acide carbonique, qui sont bien plus stables que lui, le sont également » (Rochleder, l. c., p. 120).

L'hydrogène sulfuré est, à très-petites doses, un poison violent pour les plantes ; il est d'ailleurs en trop faible proportion dans l'atmosphère pour qu'il vaille la peine de le faire entrer en ligne de compte. Pour différentes raisons, les sulfures métalliques doivent être aussi laissés de côté ; il ne reste donc que les sulfates, qui se trouvent partout dans le sol et dans l'eau. Dans toutes les expériences de végétation, les sulfates étaient toujours la seule source possible d'acide sulfurique, et souvent une grande quantité de matière organique était formée. Toutes les plantes absorbent plus de sulfate que cela n'est nécessaire pour la formation du protoplasma : on ne sait à quoi est destiné cet excès, qui est souvent assez considérable ; ainsi certaines plantes marines et le *Tamarix gallica* contiennent beaucoup de sulfate de soude, le *Trapæolum majus* du sulfate de potasse, et les *Equisétacées* de grandes quantités de gyps (Rochleder, l. c., p. 129).

### c. Les éléments des cendres.

§ 42. Personne n'a eu, dans ces derniers temps, l'idée de mettre en doute l'importance de la *potasse*, de la *chaux*, de la *magnésie*, de l'*acide phosphorique* et de l'*acide sulfurique* pour la nutrition des plantes ou des cellules isolées ; on n'a réussi, dans aucune expérience, à amener les plantes à produire une quantité appréciable de substance organisée, si l'un de ces éléments manquait. Il est donc inutile de démontrer leur indispensabilité par des preuves spéciales. Mais on ne connaît pas du tout la nature véritable du rôle qu'ils jouent dans l'assimilation ou dans la métamorphose des principes élaborés. On suppose que l'acide phosphorique doit avoir quelque chose à faire avec la formation de l'albumine, parce qu'on les trouve

toujours l'un près de l'autre et que, dans beaucoup de graines, il semble y avoir un rapport constant entre ces deux substances<sup>1</sup>; mais on ne sait rien du tout sur la nature de cette action. S'il se confirme que les graisses phosphorées sont très-répondues dans les plantes et surtout dans les graines, cela fera un peu avancer la question. — Liebig<sup>2</sup> a indiqué une relation analogue entre la potasse et les hydrates de carbone; les plantes riches en sucre, en amidon, etc., renferment toujours des sels de potasse; enfin, Th. de Saussure<sup>3</sup> a remarqué que la richesse en potasse des cendres d'une plante correspondait avec l'énergie et la rapidité de sa croissance.

Indépendamment de leur rapport avec la transformation des substances, la potasse, la chaux et la magnésie peuvent directement ou combinées avec des acides minéraux ou végétaux entrer dans la constitution moléculaire des parties organisées de la cellule; toute membrane, quelque jeune qu'elle soit, laisse, lorsqu'on la brûle, un squelette de cendres composé souvent en majeure partie de carbonate de chaux; ces principes minéraux sont si intimement unis à la cellulose, qu'on ne peut les en séparer sans désorganiser la membrane. Il faut donc supposer que, pendant la période de croissance, ce ne sont pas seulement des molécules d'eau et de cellulose ou de protoplasma qui se groupent d'après des lois fixes, mais qu'un certain nombre de molécules de sels à base de potasse, de chaux et de magnésie entrent pour leur part dans la structure moléculaire déjà si compliquée.

Depuis que de Saussure a soulevé cette question, on a beaucoup écrit sur les rapports des cendres avec les différentes phases de la vie végétale, mais on n'a jamais réussi à poser des règles un peu générales, à plus forte raison pas des lois absolues; on n'a pas même pu, dans un seul cas, rattacher une certaine cause à un certain effet. On trouvera sur ce sujet, dans les ouvrages que j'ai déjà cités, des matériaux abondants qu'il est inutile de reproduire ici.

§ 43. *Le fer* est jusqu'à présent le seul métal auquel on ait réussi, en s'appuyant sur des expériences, à attribuer, avec certitude, un rôle physiologique positif; on peut se demander encore s'il fait partie intégrante de la formule chimique de la chlorophylle (Verdeil); mais il est certain que, dès qu'on retranche les sels de fer, la plante

<sup>1</sup> D<sup>r</sup> W. Mayer, *Ergebnisse der agricult. chem. Station des Generalcomités des bayrischen landw. Vereins in München*, 1857, p. 37.

<sup>2</sup> *Die Chemie in ihrer Anw., etc.*, 1865, II, 26.

<sup>3</sup> *Recherches chimiques*, chap. IX, § 4.

cesse aussitôt de produire de la chlorophylle; il est donc indispensable à la formation de la couleur verte. Comme, à la présence de la chlorophylle, est lié le fait de l'assimilation, le fer joue un rôle très-important dans la vie des plantes; de nombreuses observations montrent que les plantes qui, par suite du manque de ce métal, cessent de produire de la chlorophylle, perdent dans la même mesure de la force de végétation. Si la chlorose (coloration blanche des feuilles par manque de fer) acquiert une certaine intensité, elles finissent par périr. La plante continue à croître pendant un certain temps après qu'on a retranché le fer (comme cela arrive dans l'obscurité), jusqu'à ce qu'elle ait épuisé toute sa provision de principes élaborés; alors elle s'arrête; le rôle de ce métal ne se rapporte donc pas à la transformation de substances déjà existantes; les feuilles produites dans de pareilles circonstances n'ont pas la moindre trace de couleur verte, et sont, par conséquent, incapables d'assimiler; ainsi le fer est un anneau indispensable de la chaîne d'opérations chimiques, par le moyen desquelles la plante produit des principes élaborés; malgré les faibles proportions dans lesquelles on le rencontre toujours, il est un des piliers principaux sur lesquels repose tout l'édifice des plantes à chlorophylle.

Les preuves de ce que je viens d'avancer sont nombreuses et complètes : 1) Les plantes chlorosées verdissent en quelques jours, lorsqu'elles absorbent des sels de fer par les racines. 2) Une portion quelconque d'une feuille chlorosée lavée à l'extérieur avec une solution de sel de fer verdit rapidement. 3) Les recherches microscopiques de Gris ont montré que, dans ce dernier cas, le protoplasma incolore et informe se transforme en chlorophylle. 4) On peut produire la chlorose en faisant végéter des germes dans des solutions exemptes de fer; elle commence à se manifester après l'épuisement complet de la provision de principes élaborés; les premières feuilles seront vertes, parce qu'il y a du fer dans la graine; mais lorsque ces feuilles commenceront à assimiler avec l'aide de principes nutritifs où le fer n'est pas compris, il se développera des feuilles d'un vert clair, à moitié vertes et à moitié blanches, puis toutes blanches. 5) Une plante pareille peut vivre un certain temps, mais elle succombe bientôt à cause du manque d'organes assimilants. 6) Aussi longtemps que la chlorose artificielle n'a pas occasionné une désorganisation dans les feuilles, on peut la guérir en faisant absorber des sels de fer par les racines ou par les feuilles elles-

mêmes. 7) Le manganèse ou le nickel ne peuvent pas remplacer le fer dans ce cas (Risse).

C'est Eusèbe Gris<sup>1</sup> (professeur de chimie à Châtillon-sur-Seine, Côte-d'Or, mort en 1849) qui, le premier, a rattaché la chlorose des plantes à l'absence des sels de fer ; il a fourni de ce fait les preuves mentionnées dans le paragraphe précédent sous les n<sup>os</sup> 1 et 2. Son fils, Arthur Gris, n'a pas seulement répété et confirmé ses expériences, il a observé au microscope ce qui se passe dans des cellules de feuilles chlorosées, lavées avec une solution de fer (chlorure, nitrate, vitriol)<sup>2</sup>. Il mouilla une seule fois la moitié de droite d'une feuille chlorosée de *Digitalis micrantha* avec une solution de sulfate d'oxydure de fer ; au bout de trois jours, cette portion était déjà verte. Les cellules renfermaient auparavant une gelée jaunâtre, granuleuse. Après l'action du fer, elles contenaient des grains de chlorophylle à différents degrés de développement, les uns en forme de corpuscules polygonaux attachés aux parois, les autres arrondis. Il répéta la même observation avec le même résultat sur une feuille de *Glycine chinensis*. Dans ce cas, le protoplasma des cellules chlorosées était déjà étendu le long des parois sous la forme d'une couche jaunâtre ; après l'expérience, il était d'un beau vert. Les expériences portèrent encore sur l'Iris, le *Petunia*, le chêne, le *Smilax* et l'*Hortensia* (figures l. c., pl. 10). Les conclusions d'A. Gris sont : « La chlorose est caractérisée par un arrêt de développement qui empêche l'évolution complète des grains de chlorophylle ; les sels de fer agissent en rendant à la chlorophylle la faculté de se développer, etc. » Le prince de Salm-Horstmar<sup>3</sup> montra, par des expériences tout à fait concluantes, qu'on peut occasionner la chlorose en élevant des plantes dans des mélanges exempts de sels de fer (avoine, colza), et la faire cesser en rajoutant cet élément. — Pfaundler<sup>4</sup>, dans des expériences sur la végétation, constata que, lorsque le fer manquait, les feuilles étaient blanchâtres ; celles qui se développaient plus tard encore plus que les premières. J'ai montré, par mon expérience de 1860<sup>5</sup> sur le maïs, que la chlorose paraît lorsque toutes les parties du germe se sont développées aux dépens de la matière contenue dans la graine ; les trois ou quatre premières feuilles furent vertes, les suivantes vertes seulement au sommet et blanches vers la base ; celles qui succédèrent, complètement blanches. Mes expériences de 1861 sur des choux furent encore plus concluantes ; par contre, avec le *Phaseolus*, je n'obtins jamais des feuilles entièrement blanches, mais seulement d'un vert très-clair et transparentes<sup>6</sup>. Quelques gouttes de chlorure, acétate ou sulfate de fer, ajoutées dans la solution, ont déjà un effet marqué au bout de vingt-quatre à quarante-huit heures. La transformation est complète en trois à quatre jours. Une

<sup>1</sup> De l'action des composés ferrugineux solubles sur la végétation, 1843. Nouvelles expériences sur l'emploi des ferrugineux solubles appliqués à la végétation, 1844.

<sup>2</sup> Ann. des Sc. nat. 1857, VII, 201.

<sup>3</sup> Versuche und Resultate über die Nahrung der Pfl., 1856.

<sup>4</sup> Ann. der Chemie und Pharmacie, Bd. XII, 37.

<sup>5</sup> Die landw. Versuchsstat., 1860, cah. VI, 259.

<sup>6</sup> Flora, 1862, p. 183.

plante de maïs reverdie de cette façon fut de nouveau placée dans une solution ne contenant pas de fer ; les nouvelles feuilles produites étaient blanches et se colorèrent à leur tour sous l'influence du fer. Le chlorure de manganèse ne remplace point celui de fer.

Je fis, en 1861, une expérience dans ce sens en même temps que celle qui me donna la plante de maïs, dont j'ai déjà parlé avec 42 graines mûres et 29,875 gr. de matière sèche (*Annalen der Landwirtschaft in den Kön. preuss. Staaten* : *Wochenblatt* 1862, n° 19). Je fis germer des graines de maïs dans de la sciure de bois, et les y laissai jusqu'à ce que la racine eût atteint une longueur de 2 à 3 cent. ; je plaçai une plante dans l'appareil représenté fig. 14, et la laissai dans l'eau distillée jusqu'à ce que les deux premières feuilles se fussent développées ; elles étaient d'un beau vert. Je la transportai alors dans un mélange qui contenait dans 1000 cent. cubes d'eau distillée.

- 1 gr. de sulfate de potasse.
- 0,5 » de chlorure de sodium.
- 1 » de gypse.
- 0,5 » de sulfate de magnésie.
- 1 » de phosphate tribasique de chaux.

Le 19 juin, la plante avait produit de nombreuses racines et quatre feuilles d'un vert clair, dont la dernière avait 14,5 cent. de longueur sur 2 de largeur. La plante fut transportée ce jour-là dans une solution qui, pour 1000 cent. cubes d'eau distillée, contenait :

- 1 gr. de nitrate de potasse.
- 0,5 » de chlorure de sodium.
- 1 » de gypse.
- 0,5 » de sulfate de magnésie.
- 1 » de phosphate de chaux.

Le 2 juillet, la plante avait beaucoup de nouvelles racines et six feuilles, les trois premières vertes, la quatrième avait la base blanche, la cinquième la pointe seulement verte, la sixième était toute blanche ; la quatrième avait 25 cent. de longueur, la cinquième 21, la sixième 15,5. — Le même jour, je rajoutai 3 cent. cubes d'une solution de chlorure de manganèse ; trois jours après (15 juillet), on ne voyait encore aucune trace de verdissement ; je rajoutai alors 3 cent. cubes d'une solution de chlorure de fer (2 centigrammes) ; le 6 juillet, dans l'après-midi, les feuilles 4, 5 et 6 étaient déjà vertes à la base ; le 25 juillet, trois nouvelles feuilles parurent, rayées de vert, de jaune et de blanc, comme la quatrième, la cinquième et la sixième. Évidemment, le fer ne s'était pas trouvé en quantité suffisante, une partie ayant été précipitée par l'acide phosphorique. Je versai encore, en conséquence, dans la liqueur, 3 cent. cubes de chlorure de fer, et, le 1<sup>er</sup> août, toutes les feuilles étaient complètement vertes ; la plante commença alors à croître beaucoup plus rapidement.

Dans un nouvel écrit sur ce sujet, A. Gris <sup>1</sup> cite une foule d'expériences

<sup>1</sup> De l'application des sels de fer à la végétation. Extrait du Bulletin de la Société impériale zoologique d'acclimatation, 1862, juillet.

faites au Jardin des Plantes par Brongniart, Decaisne, Payen, Neumann, Pepin, etc., qui toutes confirment les idées de son père; les plantes appartenaient aux genres *Hortensia*, *Calceolaria*, *Pelargonium*, *Cineraria*, *Spiræa*, *Erica*, *Oenothera*, etc. Quelques exemplaires d'*Azalea* étaient chlorosés; au mois de septembre, par une température de 20 à 25° C., les feuilles et les rameaux furent trempés dans une solution de sulfate de fer (1 gr. par litre) et retirés lorsqu'ils furent bien uniformément mouillés; au bout de huit jours, une amélioration était déjà visible; on arrosa alors la terre avec une solution un peu plus forte (8 pour 1000); la chlorose disparut tout à fait, et les nouveaux bourgeons qui se développèrent avaient des feuilles entièrement vertes.

Stohmann fut également conduit, par ses expériences, à la conclusion que « le fer joue un rôle positif dans la végétation et ne sert pas seulement à introduire l'acide phosphorique. Son influence se manifeste bientôt dans les feuilles qui, d'abord d'un blanc jaunâtre, deviennent vertes à partir des nervures » (v. *Agronomische Zeitg.* de Hamm 1864, p. 325).

Enfin, j'ai dirigé M. Risse dans un certain nombre d'expériences, dont je suivis journellement les progrès et qui furent exécutées avec beaucoup d'adresse. Elles montrent que l'influence du fer ne peut pas être remplacée par celle du nickel. Ce qui suit est un extrait qui m'a été remis par M. Risse lui-même.

Le 13 mai, des graines de maïs ramollies par un séjour de vingt-quatre heures dans l'eau distillée furent semées dans de la sciure de bois soigneusement purifiée. Elles ne tardèrent pas à germer, et, le 23 mai, elles furent placées dans le mélange nutritif qui contenait dans un litre d'eau distillée:

Nitrate de potasse . . . . .	1	gr.
Nitrate de chaux . . . . .	1	»
Sulfate de chaux . . . . .	0,3	»
Sulfate de magnésie . . . . .	0,3	»
Chlorure de sodium . . . . .	0,4	»
	3,0	» pour 1000.

Les sels employés étaient tous chimiquement purs, et quelques-uns préparés spécialement dans ce but. Dans chacune des solutions était rajoutée une petite quantité de phosphate de chaux en poudre.

Les plantes prospérèrent; le 31 mai elles avaient déjà chacune quatre à cinq feuilles, une tige de 10 cent. de hauteur et des racines allant jusqu'à 30 cent. avec beaucoup de racines secondaires. Toutes étaient un peu chlorosées, mais seulement sur les dernières feuilles. Les trois premières étaient d'un beau vert. — Le 31 mai, une partie des plantes fut transportée dans une solution qui contenait, outre les sels indiqués, 0,05 gr. de chlorure de fer par litre; les autres restèrent dans la solution dénuée de fer. La différence fut bientôt très-marquée. Dans les plantes qui absorbaient du fer la croissance fut très-rapide, la chlorose s'arrêta et, au bout de quelques jours, toutes les feuilles étaient vertes, tandis que les autres ne se développaient que lentement et les feuilles 4 et 5 devenaient toujours plus blanchâtres.

Le 19 juin, la sixième feuille était développée chez toutes les plantes

qui végétaient hors de l'influence du fer, et elle était très-fortement chlorosée. A partir de ce moment, ces plantes parurent ne plus rien gagner; elles atteignaient à peine un tiers de la taille de celles qui croissaient dans la solution renfermant du fer. Toutes les feuilles chlorosées sont minces et délicates et par places transparentes, ce qui prouve que les cellules ne sont plus remplies et que la formation du protoplasma a cessé. Le 23 juin, la plupart des feuilles étaient fanées, mais les racines paraissaient encore saines et fraîches. Le 25 juin, une plante fut enlevée. Elle contenait :

Poids sec. . . . .	0,5505	gr.
Cendres . . . . .	0,0560	»
Substance organique. . . . .	= 0,4945	»
Substance organique de la graine. . . . .	= 0,3878	»
Gain . . . . .	0,1067	»

Le dernier chiffre exprime la quantité de substance organique qui a été formée durant la période de végétation. — Pendant ce temps, les plantes placées sous l'influence du fer se développaient d'une manière tout à fait normale. Un certain nombre d'entre elles furent cultivées jusqu'à la maturité dans différents buts; je ne suivrai le développement que d'une seule pour la comparer à la précédente. Pendant toute la durée de la végétation, la composition de la solution ne fut plus modifiée. Le 15 juin, la plante mesurait 1  $\frac{1}{2}$  pied de hauteur; elle fut alors transportée dans un vase de la contenance de 2 litres rempli d'une solution fraîchement préparée; chaque jour, l'eau qui s'évaporait par les feuilles fut remplacée; la quantité en était assez considérable; du 20 juin au 6 juillet, en moyenne 107 cent. cubes par jour. Le 6 juillet, l'épi mâle parut; l'évaporation augmenta aussitôt beaucoup et s'éleva à 200 cent. cubes, et un peu plus tard à 300 cent. cubes par jour.

Le 16 juillet les anthères s'ouvrirent; mais comme les stigmates n'avaient pas encore paru, la fécondation fut faite artificiellement un peu plus tard (24 juillet) avec le pollen d'une plante de maïs élevée de la même façon. Le 20 juillet, la solution fut renouvelée, parce que dans plusieurs autres plantes l'acide nitrique paraissait épuisé, et qu'on commençait à apercevoir une formation de sulfate de fer dans le voisinage des racines. La même opération fut répétée le 22 août. Le 15 septembre, la plante fut récoltée après avoir passé dix jours dans l'eau distillée. Son aspect était tout à fait normal; l'épi portait 63 graines mûres pesant 16,384 gr. Les chiffres suivants indiquent le poids de la substance sèche et des cendres dans les différentes parties :

	Poids sec en grammes.	Cendres en grammes.	Cendres % de mat. sèche.
Épi mâle . . . . .	1,115	0,037	3,22
Feuilles . . . . .	13,750	0,824	5,99
Tige . . . . .	10,370	0,691	6,66
Épi avec enveloppes et épi secondaire.	9,534	0,447	4,69
Racine . . . . .	4,995	0,104	2,10
63 graines . . . . .	14,259	0,290	2,03
Total de la plante . . . . .	54,023	2,393	4,35

J'ai fait encore quelques recherches sur l'influence possible de l'oxydure de manganèse et de l'oxydure de nickel sur les plantes chlorosées par absence de fer.

Le 10 juin, une des plantes chlorosées reçut du sulfate d'oxydure de manganèse et, le 12 juin, une autre du sulfate d'oxydure de nickel dans la même proportion que d'autres avaient reçu du fer. Aucune influence ne se manifesta ; les deux plantes restèrent chlorosées, et moururent vers le 25 juin. Celle du manganèse contenait :

Matière sèche . . . . .	= 0,6330 gr.
Cendres . . . . .	= 0,0730 »
Substance organique . . . . .	= 0,5600 »
Substance organique de la graine . . .	= 0,3878 »
Gain . . . . .	= 0,1722 »

Celle du nickel :

Matière sèche . . . . .	= 0,5335 »
Cendres . . . . .	= 0,0530 »
Substance organique . . . . .	= 0,4805 »
Substance organique de la graine . . .	= 0,3878 »
Gain . . . . .	= 0,0927 »

Il n'y avait pas de différence appréciable entre ces plantes et celles qui étaient demeurées dans la solution primitive.

Le 10 et le 12 juin, deux plantes avaient été mises au régime du fer pour les comparer avec celles du nickel et du manganèse ; les différences indiquées plus haut se reproduisent ici.

Il ressort de ces recherches que le fer est pour le maïs un élément absolument indispensable ; en dehors de son influence, aucune plante ne réussit ; le nickel et le manganèse ne sont point capables de le remplacer. L'apparition de la chlorose, lorsqu'il n'y a pas de fer, indique clairement que le rôle de ce métal se rapporte spécialement à la chlorophylle.

Si les expériences précédentes ont prouvé que les jeunes plantes n'augmentent pas de poids dans des solutions exemptes de fer, les suivantes montrent que si l'on retranche ce métal à des plantes déjà complètement développées, les dernières périodes de la végétation sont retardées. Le



15 juin, trois plantes qui avaient jusque-là vécu sous l'influence du fer et qui étaient très-vigoureuses (1  $\frac{1}{2}$  pied de hauteur) furent transportées dans une solution qui ne contenait pas de ce métal, après que les racines eurent été très-soigneusement lavées dans l'eau distillée. Au bout de huit jours, on apercevait déjà des lignes d'un blanc jaunâtre sur les plus jeunes feuilles ; le 30 juin, toutes les feuilles étaient panachées ; les trois plantes paraissaient beaucoup moins bien portantes que celles qui absorbaient du fer, et elles évaporaient beaucoup moins d'eau. Les épis mâles et femelles parurent plus tard et à de longs intervalles ; les essais de fécondation artificielle ne réussirent pas. Elles furent récoltées le 4 octobre ; poids sec : 19,24 gr., 17,19 gr., 14,94 gr., un tiers à peine de ce que fournirent les plantes nourries constamment avec du fer.

Lorsque Knop <sup>1</sup> écrivait : « La chlorose est due à différentes causes ; elle provient d'un trouble général dans la nutrition, et peut être occasionnée par un manque absolu de fer ; mais le rôle qu'on a attribué à ce métal dans la formation de la chlorophylle et par là dans la coloration des plantes, n'est sûrement pas exact, » il ne connaissait que bien incomplètement la littérature, ou bien il interprétait mal la question à résoudre. Ou bien Knop connaissait les travaux de Gris <sup>2</sup>, et alors il devait les réfuter avant d'émettre sa propre opinion, ou bien il ne les connaissait pas, et alors il a le tort de vouloir traiter un sujet dont il n'a pas étudié la littérature. Ce qu'il dit, l. c., p. 101 : « Les plantes qui n'ont reçu du phosphate de fer que pendant la première période de leur existence, lorsque leurs racines n'avaient pas plus de 6 à 8 pouces de long (pendant quatre semaines environ), ont aussi bien prospéré que celles qui ont absorbé du phosphate jusqu'à la fin, » n'est compréhensible que si du fer était contenu comme impureté dans les mélanges nutritifs. Dans le cahier n° 9 du même journal, il dit encore (page 323) : « C'est à tort qu'on a attribué au fer la propriété de rendre les plantes vertes. » La seule preuve qu'il donne à l'appui est que : « M. Wolf a cultivé cette année des plantes de maïs qui ont très-bien prospéré, bien qu'il ne leur donnât pas de fer. » Il ne nous dit pas jusqu'à quel point les plantes se sont développées et quelles précautions on a prises pour assurer la pureté des solutions. La phrase (l. c., p. 323) : « J'ai de plus remarqué qu'on peut faire cesser la chlorose, aussi bien par les sels ammoniacaux que par l'acide phosphorique libre, etc. » repose sur une connaissance incomplète des différentes causes du développement de la chlorophylle. Je connais fort bien l'aspect maladif des plantes qui ne reçoivent pas assez de nourriture azotée ou d'acide phosphorique, et je sais fort bien aussi qu'on peut les guérir au moyen de ces éléments, mais cela n'a rien à faire avec l'influence du fer. Il est évident que les grains de chlorophylle (formés du protoplasma et d'une matière colorante) ont besoin pour se développer de principes nutritifs azotés et de phosphates ; il est bien connu que l'insuffisance de ces éléments arrête le développement de toute la plante et, en particulier, du

<sup>1</sup> Die landw. Versuchsstat., 1863, cah. XIII, 102.

<sup>2</sup> Pendant les expériences de Risse je me suis assuré par moi-même, que les données de Gris, sur le verdissement des feuilles au moyen du fer appliqué à l'extérieur, sont bien fondées.

protoplasma ; naturellement, si la substance de la chlorophylle ne se développe pas bien, les plantes resteront d'un vert pâle ; mais leur état n'aura aucun rapport avec la chlorose ; si l'on voulait désigner sous ce nom tous les cas où la chlorophylle est incomplètement développée, les plantes étiolées seraient aussi chlorosées. Pour la formation complète de la chlorophylle, différentes choses sont nécessaires : 1) la matière colorante ; 2) une température convenable ; 3) du fer ; 4) une lumière suffisante ; 5) la présence du protoplasma, matière première des grains. Maintenant le protoplasma se compose de carbone, d'azote, d'hydrogène, d'oxygène et de soufre ; de plus, il ne se développe qu'en présence de l'acide phosphorique. Ces six éléments sont donc nécessaires, et si l'un vient à manquer, la couleur verte des feuilles en souffrira, mais devra aussi pouvoir se rétablir si l'omission est réparée à temps. Ainsi tombent d'eux-mêmes et les objections insignifiantes et les essais d'explication de Knop dans les *landw. Versuchsstat.* 1862, cah. 11, p. 135 et suiv.

§ 44. *Le sodium* a été, d'après quelques expériences de végétation sur le maïs et le blé noir, retranché récemment de la liste des éléments indispensables ; mais les preuves absolues manquent encore. Il est fort possible que, tout en étant indispensable à un grand nombre de plantes, une très-faible quantité soit suffisante ; il est si répandu à la surface de la terre (ainsi que l'ont montré les analyses spectrales), que la plante peut fort bien, pendant les expériences, en absorber quelque peu, lors même qu'on l'écarte soigneusement des mélanges nutritifs. On n'aura de preuve convaincante de son inutilité que lorsqu'on aura obtenu une plante dont les cendres n'en contiennent pas la moindre trace, bien qu'elle ait acquis des proportions considérables.

Je n'ai pas très-bien compris si la preuve dont je viens de parler avait été absolument fournie pour la plante que Nobbe éleva sans sodium ; en tous cas, il ne s'agit que de quantités très-faibles<sup>1</sup>. Quant à l'affirmation de Knop (se rapportant à sa plante de maïs de 50 grammes) que, dans ses expériences, le sodium ne s'est jamais conduit comme un des éléments indispensables à la création de la substance organique<sup>2</sup>, elle est, en tout cas, mal fondée, quand même il n'avait pas mis de sodium ; dans ses mélanges nutritifs, la plante peut en avoir absorbé quelques traces. Stohmann<sup>3</sup>, qui est d'un avis opposé, demande à juste titre que la preuve soit appuyée sur l'analyse exacte de la plante, que Knop n'a point faite. — D'après le prince de Salm-Horstmar, le sodium serait indispensable à la fructification du blé (l. c., p. 29).

§ 45. D'après les recherches approfondies de Nobbe et de Sie-

<sup>1</sup> *Landw. Versuchsstat.*, 1863, cah. XIII, 133.

<sup>2</sup> *Ibid.*, cah. IX, 301.

<sup>3</sup> *Agronomische Zeitung von Hamm*, 1864, p. 325.

gert sur le blé noir, il semblerait que le *chlore* joue un rôle essentiel dans la formation des graines de cette plante<sup>1</sup>. On ne sait si l'existence des plantes du bord de la mer ou plantes salines est liée à la présence de grandes masses de sodium ou de chlore, ou de tous les deux, puisqu'elles absorbent beaucoup de sel marin. On ne peut pas davantage dire si les chlorures et iodures métalliques que les plantes marines renferment dans leurs tissus sont des principes indispensables, ou même s'ils jouent un rôle quelconque dans la vie de ces végétaux.

§ 46. *L'acide silicique*, qui ne se rencontre pas seulement dans les graminées et les équisétacées, mais d'après Wicke et H. v. Mohl forme la majeure partie des cendres dans un grand nombre de familles, ne peut pas être considéré comme un principe nutritif dans le même sens que la potasse, l'acide phosphorique, etc. Son mode d'agir dans l'intérieur des plantes est essentiellement différent. Il semble, en effet, que l'acide silicique, loin de se comporter dans le phénomène de l'assimilation et de la formation de substance organique comme un principe nutritif ordinaire (potasse, chaux, etc.), est utilisé directement par la plante à la manière d'un principe élaboré ; cette manière de voir se fonde sur la possibilité (prouvée par des expériences) de réduire à un minimum le contenu en silice d'une plante, sans porter atteinte à la nutrition, sur la tendance de l'acide silicique à s'emmagasiner dans les membranes, dans les couches les plus à l'abri des métamorphoses de substance, sur sa rareté dans les parties jeunes, de croissance rapide et son abondance dans les organes plus âgés. Si ma théorie est exacte, il serait fixé immédiatement dans la substance des membranes de la même façon que les molécules de cellulose, et ne prendrait aucune part aux réactions chimiques dont les tissus sont le théâtre ; il jouerait dans la plante le rôle d'une substance plastique ; on ne peut affirmer pourtant qu'il soit indispensable ; il ne fait peut-être qu'aider à l'établissement de la structure moléculaire des membranes. Ces idées trouvent un appui dans la nature des qualités moléculaires de l'acide silicique lui-même, qui, sous tant de points de vue, se rapproche des principes élaborés de la cellulose, l'albumine, l'amidon. Ce ne seraient donc pas les affinités chimiques de l'acide silicique qui seraient utiles à la plante, mais ses propriétés moléculaires, sa solubilité, son état d'agrégation en général, ses rapports avec la diffusion, etc.

<sup>1</sup> Landw. Versuchsstat., 1862, cah. XII, 339. — Salm-Horstmar, l. c.

L'idée que l'acide silicique agit sur la vie des plantes d'une tout autre façon que la potasse, l'acide phosphorique, etc., a déjà été émise par W. Wicke (Bot. Zeitg. 1861, n° 16), mais je ne trouvais pas alors ses raisons suffisantes; je crois celles que j'ai émises dans le paragraphe précédent, plus conformes à la nature des choses. Knop a été le dernier à vouloir défendre l'hypothèse, dénuée de tout fondement, que l'acide silicique servait à augmenter la solidité des tissus, surtout chez les graminées (Landw. Versuchsstat., cahier VI, 269). On n'a jamais pu fournir de preuve d'une relation entre le fait des blés couchés et la pauvreté du sol en acide silicique; dans la pratique agricole on n'a jamais rien remarqué de semblable. Le phénomène s'explique au contraire jusque dans ses moindres détails lorsqu'on l'attribue à un étiolement, à la mollesse ou au manque d'élasticité des tissus, à l'allongement trop considérable des entre-nœuds inférieurs et à leur lignification incomplète, particularités qui se manifestent aisément si les plantes sont trop serrées les unes contre les autres et par conséquent trop ombragées. Par là on comprend que l'*effilage*, le sarclage soient des remèdes au mal, que les plantes isolées ne se couchent jamais, enfin que cet inconvénient se présente surtout dans les années humides, où l'éclairage est insuffisant et la végétation très-active. Une fumure trop abondante tend à aggraver le mal en accélérant beaucoup la croissance des plantes pendant leur jeunesse: elles se font ainsi ombre les unes aux autres et s'étioient partiellement. Lorsque les blés couchés se relèvent, ce ne sont pas les gaines des feuilles durcies par l'acide silicique, qui exécutent le mouvement, ce sont les nœuds encore tendres et délicats qui soulèvent l'épi. En tous cas les plantes possèdent bien d'autres moyens que la silice pour rendre leurs tissus durs et élastiques, et la solidité que certains épidermes acquièrent sous l'influence de cet élément n'est point une preuve de son importance.

L'indifférence parfaite de l'acide silicique au point de vue de la nutrition et de la solidité des tissus, a été prouvée dans les expériences dans lesquelles on a élevé des plantes de maïs avec des quantités excessivement faibles de silice. La plante de maïs dont j'ai parlé et que j'ai élevée en 1861, atteignit un poids de 29,8 gr. (matière sèche) sans que le mélange nutritif renfermât d'acide silicique. Par l'analyse cependant on en trouva 30 milligrammes qui provenaient sans aucun doute de la dissolution du verre et des poussières qui s'amassaient sur la plante. Les cendres de plantes de maïs élevées en plein air en contenaient 18 à 23 %; dans ce cas spécial, seulement 0,7 %. La tige haute de plusieurs pieds n'en avait pour sa part qu'un demi-milligramme, et 10 grosses feuilles ensemble 20 milligrammes (2 milligram. pour une feuille de 68 cent. de longueur et 4,1 cent. de largeur). La plante avait assimilé d'une manière normale; sa tige et ses feuilles étaient parfaitement droites; ainsi la diminution de l'acide silicique n'avait porté atteinte ni à la nutrition, ni à la fermeté des tissus. Il n'y en avait cependant que la trentième partie de ce qu'on aurait dû attendre d'après le poids de la plante: ni la potasse, ni l'acide phosphorique ne pourraient diminuer pareillement sans causer un dommage irréparable à la plante<sup>1</sup>. Le maïs de 50 gr. de poids sec de Knop

<sup>1</sup> Voyez: Stohmann, *Agronomische Zeitg. von Hamm*, 1864, p. 325.

avait été élevé également sans acide silicique (Landw. Versuchsstat., 1862, Heft XI, 185). La racine en contenait quelques traces; les 15 feuilles ensemble 22 milligrammes et la tige un demi-milligramme<sup>1</sup>.

Ce que j'ai dit dans le paragraphe précédent sur le rôle de l'acide silicique, comme matière plastique, que la plante absorberait à cause de ses qualités moléculaires, se fonde surtout sur le squelette siliceux des membranes qu'on obtient lorsqu'après les avoir purifiées avec des acides, on les chauffe jusqu'à la disparition complète de la matière organique (Mohl). On peut aussi (Pollender, Bot. Zeitg. 1862, n° 47) détruire cette dernière par la macération dans l'acide chromique. On croyait autrefois la présence de la silice dans les membranes cellulaires limitée aux graminées et aux équisétacées; mais v. Mohl et Wicke l'ont retrouvée dans un si grand nombre de plantes, qu'on est autorisé à la croire universellement répandue dans le règne végétal. — L'excellent travail de Mohl « sur le squelette siliceux des cellules végétales vivantes » (Bot. Zeitg. 1861, n° 30 à 32 et 49), nous dispense de parcourir l'ancienne littérature: nous nous bornerons à donner ses résultats. En partant du type bien connu des armures des diatomées, on trouvera des squelettes siliceux analogues dans tous les grands groupes cryptogames (excepté peut-être les champignons et les lichens) et phanérogames. Mohl mentionne les noms de vingt-quatre familles; dans les unes les squelettes se rencontrent partout, dans les autres deux plantes d'ailleurs très-voisines peuvent différer à cet égard. Dans quelques cas l'acide silicique est abondant, mais n'affecte pas la forme de squelette (par exemple, les feuilles de pins dont les cendres en contiennent jusqu'à 19 %). Les feuilles dont l'épiderme est remarquablement siliceux ont quelquefois, lorsqu'elles sont sèches, un aspect métallique (*Petræa volubilis*, *Elvira biflora*, *Davilla*, *Hirtella*), mais en général, on ne peut pas reconnaître à l'extérieur si une feuille possède un squelette. La silice se rencontre surtout dans la paroi extérieure des cellules épidermiques, quelquefois seulement sur la face supérieure de la feuille, quelquefois aussi sur l'inférieure, mais alors toujours en moindre quantité; elle pénètre jusque dans les stomates; elle est étendue uniformément dans les épidermes lisses, tandis que chez le *Scirpus palustris*, *mucronatus*, etc., elle forme des nodules qui se rencontrent surtout sur la tige. Quelquefois les poils des feuilles seuls sont silicifiés (*Ficus joannis*, *Urtica excelsa*, fruits de *Galium Aparine*), ou bien ils le sont les premiers et l'effet s'étend ensuite sur toutes les cellules environnantes sans respecter leurs limites (*Cerithe aspera* et *minor*, *Echium vulgare*, *Helianthus tuberosus*, *Cucurbita Pepo*); quelquefois tout est silicifié à l'exception des poils (*Humulus lupulus*, *Ulnus campestris*, etc.), ou bien les

<sup>1</sup> Knop (Landw. Versuchsstat., cah. VI, 269) dit: « Comme l'acide silicique se rencontre toujours en grande abondance dans la gaine des feuilles, il contribue sans aucun doute à la solidité de ces parties, et sert en même temps à préserver la jeune tige contre les influences extérieures. » Et plus tard, cah. IX, 301: « L'acide silicique que l'on a désigné comme un élément nécessaire à l'évolution des organes des graminées, m'a paru ne faire qu'accompagner les autres éléments, et bien qu'il contribue évidemment à la solidité des tissus des gaines des feuilles, je ne crois pas qu'on doive le mettre au nombre des principes nutritifs. »

cellules qui les portent seules le sont; enfin les poils de la face supérieure de la feuille de *Delima rugosa* contiennent de petits modules de silice hérissés de pointes. — Lorsque l'épiderme est fortement silicifié, il n'est point rare que les cellules du mésophylle contiennent quelques traces de la même substance; les faisceaux fibro-vasculaires sont silicifiés chez le *Ficus sycomorus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus suber*, *Deutzia scabra*, etc.; tous les organes élémentaires de la feuille chez le *Theobroma cacao*; le péricarpe chez la *Boswellia papyrifera* (Mohl); les couches extérieures de l'écorce chez le *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer pseudo-platanus*, toutes les Urticées et toutes les Artocarpées (Wicke, Bot. Zeitg. 1862, p. 76-79). D'après le même auteur les filaments corticaux fournissent toujours un squelette (lin, chanvre, *Urtica dioica*, *Phormium tenax*, *Agave americana*)<sup>1</sup>. Mais la partie la plus importante du travail de Mohl regarde la manière dont l'acide silicique arrive dans les membranes à squelette. Il y a toujours et dans tous les cas un fond de cellulose dans laquelle il pénètre par infiltration, sans jamais former de couche spéciale. Les particules de silice qui forment le squelette font donc partie intégrante des molécules de la membrane; celle-ci conserve toujours sa flexibilité, son expansibilité, etc.; lorsque la matière organique est détruite, l'épiderme s'enroule toujours sur sa face interne, preuve que la silice est surtout abondante dans les couches extérieures. D'après Mohl, les membranes siliceuses ont, sur la lumière polarisée, le même effet (après l'interposition d'une plaque de gyps) que les membranes cellulaires ordinaires. — L'acide silicique se rencontre aussi parfois dans l'intérieur des cellules; il affecte alors la forme d'un nucléus assez semblable à un grain d'amidon, ou d'une masse granuleuse. Le plus souvent il remplit complètement l'intérieur de la cellule (groupes isolés de cellules dans la *Licania crassifolia*, *Hirtella racemosa*, etc.), à tel point que quelquefois il pénètre jusque dans les canaux des pores (*Hirtella racemosa*, *Davilla brasiliana*). Ainsi la silicification se rapproche par degrés de la pétrification véritable, et certaines parties des plantes vivantes se distinguent souvent à peine des fossiles siliceux. D'après Krüger, certaines masses de tissus de l'écorce d'*Hirtella silicea*, finissent par former de véritables concrétions siliceuses; Wicke y a trouvé 34 % de cendres, qui contenaient 96,17 % de silice. J'ai déjà cherché à établir une comparaison entre la silicification des plantes vivantes et celle des plantes fossiles (Flora, 1862, p. 68, etc.). Voyez sur le squelette des diatomées et sa comparaison avec certains produits artificiels, un travail de Max Schultze (Verhandlungen des naturhist. Vereins der pr. Rheinlande und Westphalens, XX, 1-42; j'ai cité ce mémoire, Flora, 1863, p. 115).

§ 47. Fort peu de chose était connu jusqu'à présent sur la présence de l'oxyde de zinc dans les plantes et ses rapports possibles avec les phénomènes physiologiques. M. Risse, qui s'est occupé de ce sujet pendant plusieurs années, a bien voulu me communiquer le résultat de ses recherches, que je transcris ici mot pour mot :

<sup>1</sup> • Ueber Verkieselung der Samenhaare. • Flora, 1863, p. 114.

« A. Braun a mentionné la présence de l'oxyde de zinc dans la *Viola calaminaria*, et Bellingrodt, dans le laboratoire de Monheim, en a déterminé la proportion. Forchhammer (Pogg. Ann. XCV, 90) a retrouvé cet oxyde, mais en très-faible quantité, dans le bois et l'écorce du chêne, du bouleau, du hêtre et du pin. D'après mes propres expériences, je le crois plus répandu que cela; la plupart des plantes qui vivent sur un terrain renfermant du zinc en absorbent des quantités plus ou moins considérables.

« J'ai étudié à ce point de vue un grand nombre de plantes, soit cultivées, soit sauvages, dans la région d'Aix-la-Chapelle. Dans les environs des mines de zinc (carbonate ou silicate), le sol renferme de fortes proportions de ce métal, souvent jusqu'à 20 % et davantage. Dans toutes les plantes que j'ai examinées et qui appartenaient aux familles les plus diverses, j'ai reconnu la présence du zinc. Je n'ai cherché à en déterminer la quantité que là où sa présence amène certaines modifications, comme dans la *Viola tricolor* ou le *Thlaspi alpestre* ou dans les plantes qui, comme l'*Armeria vulgaris* ou le *Silene inflata*, croissent particulièrement bien là où on le rencontre en grande abondance. Les chiffres suivants montrent que des quantités très-notables peuvent en être absorbées. Les plantes étaient desséchées à l'air.

#### I. *Thlaspi alpestre* (var.).

Racine. . .	6,28 %	de cendre et	0,167 %	de zinc =	1,66 %	de la cendre.
Tige. . .	11,75	»	0,385	»	3,28	»
Feuilles..	11,45	»	1,50	»	13,12	»
Fleurs. . .	8,49	»	0,275	»	3,24	»

#### II. *Viola tricolor* (var.).

Racine. . .	5,59 %	de cendre et	0,085 %	de zinc =	1,52 %	de la cendre.
Tige. . .	10,55	»	0,065	»	0,62	»
Feuilles..	9,42	»	0,110	»	1,16	»
Fleurs. . .	7,66	»	0,075	»	0,98	»

#### III. *Armeria vulgaris*.

Racine. . .	4,74 %	de cendre et	0,17 %	de zinc =	3,58 %	de la cendre.
Tige. . .	5,37	»	0,02	»	0,37	»
Feuilles..	9,36	»	0,11	»	1,17	»
Fleurs. . .	6,08	»	0,07	»	1,15	»

#### IV. *Silene inflata*.

Racine. . .	2,71 %	de cendre et	0,02 %	de zinc =	0,74 %	de la cendre.
Tige. . .						
Feuilles..	11,43	»	0,22	»	1,92	»
Fleurs. . .						

« On ne peut naturellement pas estimer la proportion de zinc dans les cendres de plantes calcinées, parce qu'une partie se serait perdue par évaporation. Dans mes expériences, j'ai détruit la substance organique par l'acide chlorhydrique ou par le chlorate de potasse, ou bien j'ai fait digérer la plante séchée et réduite en poudre aussi fine que possible dans l'acide nitrique dilué bouillant. Cette dernière méthode donne des résultats très-exacts, et se recommande par sa simplicité.

« Les changements d'aspect que subissent la *Viola tricolor* et le *Thlaspi alpestre*, lorsqu'ils croissent sous l'influence du zinc, sont fort remarquables et si constants qu'on en a voulu créer deux nouvelles espèces : *Viola calaminaria* et *Thlaspi calaminarium*. Des recherches plus approfondies doivent décider jusqu'à quel point ces changements sont liés au zinc absorbé et quel est le rôle physiologique de celui-ci. Les botanistes ne sont, si je ne me trompe, pas encore d'accord sur la constance des caractères de la *Viola calaminaria*. »

Le manganèse se comporte, à certains égards, comme le zinc, il est quelquefois très-rare dans la plante et quelquefois très-abondant, suivant la nature du sol où elle végète; son rôle physiologique est inconnu; on ne sait s'il en joue un essentiel ou indifférent dans la nutrition.

---

*Principaux ouvrages sur les éléments des cendres.*

- Th. de Saussure, *Recherches chimiques*, 1804.  
 J. v. Liebig, *Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*, 1865.  
 Rochleder, *Chemie und Physiologie der Pflanzen*, 1858, p. 121, etc.  
 Luca, *Cendre des Epiphytes*. *Comptes rendus*, 1861, p. 244.  
 Uloth, *Asche der Flechten*. *Flora*, 1861, n° 34.  
 Pasteur, *De la nécessité des cendres pour les champignons dans la fermentation*. — *Travaux sur la fermentation*.  
 Raulin, *Comptes rendus*, 1863, LVII, 228.  
 Malaguti et Durocher, *Sur l'inconstance des rapports des cendres*. *Ann. des Sc. nat.* 1858.  
 Garreau, *Considérations générales sur les cendres*. *Ann. des Sc. nat.* 1860, p. 170.
-



## VI

**ABSORPTION DES PRINCIPES NUTRITIFS**

## CHAPITRE SIXIÈME

**Transport de l'eau et des matières dissoutes,  
du sol dans la plante.**

§ 48. C'est par la *diffusion* que s'effectue le passage de l'eau et des substances dissoutes à travers les parois des cellules. Il n'est pas besoin de preuves spéciales pour justifier cette thèse, si l'on emploie le mot *diffusion* dans son sens véritablement scientifique. On désigne sous ce nom tous les mouvements moléculaires qui sont accompagnés d'un changement de place persistant; ils prennent leur origine dans les forces chimiques, et continuent jusqu'à ce que l'équilibre soit rétabli dans tout le système.

Laissant de côté tout ce qui regarde les gaz, nous trouvons que ces mouvements ont lieu par exemple: 1) lorsque les molécules d'une substance liquide sont séparées les unes des autres par un corps de nature spongieuse; 2) lorsque les molécules d'une substance solide sont séparées les unes des autres par l'influence d'un dissolvant et se dispersent dans celui-ci, ou lorsqu'une solution déjà préparée est mise en contact avec une solution de même espèce plus forte ou plus faible, ou avec le dissolvant lui-même; 3) lorsqu'une solution rencontre un corps imbibant; 4) lorsque deux liquides homogènes et pouvant se mélanger se rencontrent directement ou à travers un corps de nature spongieuse; 5) lorsqu'un corps spon-

gieux est pénétré d'un côté par un dissolvant, et en contact de l'autre avec une substance soluble, etc. On peut, par le moyen de ces forces, expliquer d'une manière satisfaisante l'absorption des substances par les plantes, surtout lorsqu'on réfléchit qu'elles sont aidées dans ce travail par l'état de tension des tissus et par les transformations chimiques qui s'exécutent perpétuellement et empêchent les forces moléculaires de s'équilibrer jamais. Les lois connues de la diffusion sont assez étendues pour embrasser tous les différents cas de l'absorption des principes nutritifs, bien qu'on ne puisse pas toujours en reconnaître les différentes phases. Lorsqu'on prétend ne pas pouvoir expliquer par la diffusion l'absorption dans les plantes, cela veut dire simplement qu'on n'a jamais pu reproduire dans une expérience ces phénomènes purement physiologiques. On ne devait, du reste, pas s'y attendre; comment espérer, au moyen de sucre, de gomme ou de sels et de morceaux de vessie, de péricarde ou de papier parchemin, reproduire toutes les conditions dans lesquelles se trouve une cellule? Il faudrait commencer par construire une membrane artificielle dont la structure moléculaire fût exactement semblable à celle des parois cellulaires; il faudrait pouvoir placer dans l'intérieur de cette cellule une substance qui fût l'exacte copie du protoplasma vivant. — Le simple fait que les phénomènes de diffusion changent soudainement dans une cellule dès qu'elle a été tuée, montre suffisamment que les forces moléculaires, pendant la vie, reposent sur un état particulier et inconnu des différentes parties de la cellule. Vouloir reproduire des conditions pareilles au moyen des membranes animales mortes, est insensé. On aura beaucoup plus de chances de succès en cherchant à déduire des phénomènes de diffusion, la structure moléculaire des éléments des cellules, comme l'a déjà si heureusement commencé Nægeli.

C'est cependant aux appareils comparativement si grossiers employés dans nos expériences de diffusion que nous devons la base de nos connaissances sur la vie des cellules. Il ne faut pas s'attendre à en avoir ainsi une représentation complète, mais se contenter de poser les lois les plus générales qui régissent les forces moléculaires. Le physiologiste qui cherche à suivre pas à pas toute la vie de la cellule ne repoussera pas ces lois, pas plus qu'il ne cherchera à les appliquer telles quelles; mais il les combinera et les modifiera pour les mettre en harmonie avec les phénomènes vitaux. Si l'on veut soutenir que les phénomènes de diffusion, tels que nous les produisons artificiellement, ne peuvent rien nous apprendre sur la vie

de la cellule, il faudra dire aussi que les lois de la chimie ne s'appliquent pas aux plantes, parce que les chimistes ne peuvent pas, dans leurs bocaux de verre, produire de l'amidon, de la cellulose ou de l'albumine avec de l'acide carbonique, de l'eau, de l'ammoniaque et de l'acide sulfurique, ce que les végétaux font sur une si grande échelle et avec des moyens en apparence si faibles; il est vrai qu'ils ne travaillent pas avec des vases de verre ou de métal, mais avec des cellules vivantes dans lesquelles, outre l'affinité chimique, différentes forces moléculaires agissent sur les éléments à combiner.

Naturellement, je laisse ici de côté tout ce qui se rapporte aux expériences faites au moyen d'appareils sur la diffusion. Elles ne font pas partie de la physiologie des plantes, mais bien plutôt de la physique générale, et comme telles doivent être connues de toute personne qui s'occupe de science. Les commençants trouveront les renseignements nécessaires dans les écrits suivants: C. Ludwig, *Lehrbuch der Physiologie des Menschen*, 1858, vol. I, chap. 1 et 2. — Adolf Fick, *Medicinische Physik*, chap. I. — Graham, *Ann. der Chemie und Pharmacie*, von Wöhler, Liebig et Kop. 1862, cahier de janvier, et *Pogg. Ann.* 1864. — Dutrochet, *Mémoires*, vol. I. Au point de vue physiologique, les observations de Maschke sur l'absorption des matières colorantes par les substances albumineuses (*Bot. Zeitg.*, 1859, n° 21) sont très-importantes. Je recommanderai encore: Nægeli, « Diosmose der Pflanzenzelle » dans les *Pflanzenphys. Unters.* de Nægeli et Crämer, vol. I, 1855; Nægeli, Réactions de l'iode sur les grains d'amidon et les membranes des cellules, dans les *Sitzungsber. der K. Bayer. Acad. der Wissensch.*, 1862 et 1863. Le rapport des matières colorantes et de l'iode avec les corps organiques spongieux ne rentre pas précisément dans les côtés les plus généraux du sujet; il est cependant fort important, et montre que beaucoup de substances dissoutes<sup>1</sup> pénètrent dans les corps spongieux en beaucoup plus forte proportion que leur dissolvant; pour la plupart des solutions salines, c'est le contraire qui arrive; on pourrait désigner cette particularité de l'iode et des substances colorantes sous le nom de « diffusion accumulante » ou accumulation. Ce point a acquis une grande importance physiologique depuis que Nægeli a démontré que le protoplasma n'absorbe pas, pendant la vie, les matières colorantes, mais aussitôt après la mort les accumule très-énergiquement. Les forces d'absorption du sol, sur lesquelles je reviendrai plus bas, reposent évidemment en partie (pas uniquement) sur des phénomènes analogues à la coloration de l'albumine par le carmin, et à la pénétration de l'iode dans les grains d'amidon et dans les membranes cellulaires; mais ce n'est pas ici le lieu de m'étendre sur ce sujet.

§ 49. Pour qu'un organe puisse servir à l'absorption de l'eau et des matières dissoutes, une des conditions essentielles est naturellement

<sup>1</sup> La croissance par intus-susception des grains d'amidon et des membranes cellulaires telle que Nægeli l'a décrite, peut être considérée comme un cas spécial de la diffusion accumulante.

que sa surface soit en contact immédiat avec le liquide, c'est-à-dire soit mouillée par lui. Les parties des plantes qui sont recouvertes d'une couche de cire ou de graisse sur laquelle l'eau se rassemble en gouttelettes, et qui paraissent sèches lorsqu'on les a trempées, ne peuvent pas servir à l'absorption. Beaucoup d'organes aériens rentrent dans cette classe. Ce sont ceux qui sont revêtus d'une épaisse cuticule et souvent enduits d'une sorte de cire; beaucoup d'entre-nœuds, de feuilles, de fruits et de fleurs offrent cette particularité. Souvent aussi ces organes sont enveloppés d'une couche d'air peut-être condensé, qui s'y maintient avec beaucoup de ténacité et rend impossible le contact de l'eau avec la surface. Ce fait s'aperçoit facilement; lorsqu'on plonge des rameaux frais dans l'eau, l'air les revêt d'une couche argentée d'une épaisseur souvent assez considérable. Aussi longtemps que l'eau ne l'a pas absorbé ou qu'il n'a pas été enlevé par le choc des gouttes de pluie, la surface n'est pas mouillée et l'absorption, par conséquent, impossible. — Comme je n'aurai pas, plus tard, l'occasion de revenir sur ce sujet, je veux mentionner ici quelques-uns de ces phénomènes auxquels, jusqu'à présent, les physiologistes n'ont pas accordé assez d'attention. Si l'on plonge une feuille de maïs fraîche<sup>1</sup> dans l'eau pure, le limbe tout entier paraît recouvert d'une couche d'air argentée, à l'exception de la nervure médiane qui est mouillée. Au bout d'un certain temps, l'air disparaît, et toute la surface offre une apparence uniforme. Les feuilles de *Lupinus termis* et de *Trifolium pratense* offrent une apparence analogue; les grosses nervures sont immédiatement mouillées par l'eau; les poils de la surface le sont aussi; le sac d'air qui enveloppe la feuille est donc percé d'espèces de pores; lorsqu'on retire ces organes de l'eau, le mésophylle paraît sec, les nervures et les poils humides. La forme que prend la rosée sur les feuilles est évidemment due à des causes semblables<sup>2</sup>; mais là, la configuration de la surface joue aussi un rôle, en réglant, par les différences de rayonnement, la quantité de rosée qui se dépose sur chaque point. D'une manière générale, la distribution des gouttes dépend du cours des nervures; elle se fait donc en ligne droite chez les monocotylédones, et en réseau chez les dicotylédones. Les gouttes

<sup>1</sup> J. Sachs, « Mechanismus bei der Ernährung der Pflanzen. » *Agronomische Zeitung von Hamm*, 1860, p. 710.

<sup>2</sup> J. Sachs, « Notiz über Thaubildung auf Pflanzen. » *Landw. Versuchsstat.* 1861, Bd. III, 45, où se trouvent aussi des mesures de la quantité de rosée qui peut s'accumuler sur les feuilles.

se déposent sur les nervures à intervalles égaux, offrant ainsi l'aspect de fils de perles. Plus la nervure est grosse, et plus grosse sera la goutte ; on en voit donc de toutes les tailles sur la surface d'une feuille. Lorsque l'épiderme est très-uni, des gouttes se déposent irrégulièrement entre les nervures. En général, sur le bord de la feuille, toutes les dents sont munies chacune d'une petite goutte à leur extrémité ; la pointe des feuilles de graminées en offre souvent une assez grosse. Les poils portent ordinairement une série de gouttelettes, qu'on ne peut souvent voir qu'à la loupe et qui leur donnent un aspect moniliforme. Lorsque la rosée est très-forte, elle se réunit le matin dans les parties profondes, dans les petites vallées formées par les nervures sur la face supérieure des feuilles. L'eau adhère à ces places-là, tandis qu'elle s'écoule de dessus l'épiderme du parenchyme. C'est donc par les poils et les nervures qu'entre la petite proportion de rosée qui pénètre dans les feuilles. Cette absorption ne peut être significative que lorsque le sol est très-sec, après un jour chaud où la plante s'est un peu fanée. Lorsque les feuilles sont turgescentes et lorsque les racines rencontrent encore de l'eau dans la terre, il n'est guère possible que la rosée puisse pénétrer dans les cellules complètement remplies. Souvent le soir, au moment où tombe la rosée, on voit paraître, à l'extrémité et sur les bords des feuilles, des gouttelettes provenant de l'eau qui a traversé la plante ; c'est une preuve que les racines continuent à absorber et envoient aux feuilles plus de liquide que celles-ci n'en peuvent contenir. Il est impossible que, dans de pareilles conditions, il entre des quantités appréciables de rosée. — Lorsque le soir les feuilles sont un peu fanées, elles peuvent bien, au moyen de la rosée, regagner leur turgescence. Il ne faut pas pourtant attacher trop d'importance à ce phénomène, parce que, dans nos climats, les rosées ne sont fortes que s'il a plu récemment, lorsque les plantes trouvent encore suffisamment d'eau dans le sol<sup>1</sup>. Lors même que la rosée n'est absorbée qu'en quantités infinitésimales, les sels ammoniacaux

<sup>1</sup> Je disais (l. c.) : « C'est au moment du lever du soleil que la rosée paraît jouer son rôle principal. La plante surprise brusquement par le soleil pendant sa période de repos, se fanerait, parce que les racines sont presque inactives dans le sol encore froid ; la rosée préserve les feuilles d'une évaporation trop forte et la plante a ainsi le temps d'entrer dans l'état de plus grande tension, qui est normal dans la journée. » En disant cela, je m'appuie sur mon observation que les plantes cultivées dans la chambre (fèves, maïs, Brassica), se fanent souvent fortement aux premiers rayons du soleil et redeviennent fraîches plus tard ; et sur le fait que les racines absorbent beaucoup plus d'eau lorsque la température s'élève.

ou les nitrates qu'elle tient en dissolution peuvent bien pénétrer dans les cellules par diffusion; mais il y en a trop peu pour que la plante puisse faire ainsi un gain valable.

Au nombre des phénomènes occasionnés par les rapports de l'épiderme, du mésophylle et des nervures avec l'eau, il faut encore ranger une série d'effets capillaires observés d'abord par S.-S.-F. Arendt sur les feuilles de diverses plantes. Lorsque les nervures à la surface desquelles l'eau adhère fortement offrent une concavité et lorsque la position des poils dans leur voisinage est favorable, l'eau peut s'étendre dans les petits canaux ainsi formés comme dans des tubes capillaires, arriver jusque dans les ramifications les plus ténues et venir finalement s'écouler au sommet de la feuille. Arendt (Flora, 1843, p. 153; Ann. des Sc. nat. 1843, v. 19, p. 327) décrit ces phénomènes sur des feuilles d'*Urtica dioïca*, et j'ai trouvé ses observations parfaitement exactes. Lorsqu'on place un morceau de tige d'*Urtica dioïca* dans l'eau, de telle manière que la base de deux pétioles soit submergée, tandis que leur partie supérieure et les limbes restent dans l'air, l'eau s'élève dans le canal du style et parcourt la nervure médiane pour venir s'écouler goutte à goutte à son sommet, si celui-ci se trouve dirigé en bas; elle pénètre aussi dans les canalicules qui correspondent aux petites nervures. Le phénomène est beaucoup moins énergique dans l'*Urtica urens*, mais plus fort chez la *Ballota nigra* que chez l'*Urtica dioïca*; chez le *Leonurus cardiaca*, l'eau parcourut 3 cent. de la tige avant d'arriver aux feuilles, et s'étendit sur celles-ci comme dans le cas précédent. L'action est aussi assez forte chez l'*Ageratum cæruleum* et chez le *Physalis Alkekengi*. Sur le *Clinopodium vulgare* et la *Betonica stricta* l'eau s'éleva bien le long de la feuille, mais ne s'écoula pas goutte à goutte; l'action est encore plus faible sur le *Galeobdolon luteum*, le *Galeopsis ochroleuca* et la *Scrofularia vernalis*; beaucoup d'autres plantes, examinées soit par Arendt, soit par moi, n'offrent pas trace de ce phénomène.

Il est évident que, dans des conditions pareilles, une petite proportion d'eau et des substances qui y sont dissoutes, doit pénétrer dans la plante; celle-ci peut même profiter des faibles quantités d'éléments qu'elle se procure par cette voie, bien que, par des pesages exacts, on ne puisse quelquefois pas reconnaître d'absorption d'eau marquée (Duchartre). Mais la faculté des feuilles de s'humec-

ter diffère tellement d'une plante à l'autre, qu'il est impossible de poser des règles générales <sup>1</sup>.

Ce sont surtout les surfaces de feuilles riches en stomates qui paraissent protégées contre l'adhésion de l'eau; les feuilles de plantes aquatiques, comme les Nymphaeacées, le *Polygonum amphibium*, l'*Hydrocharis*, etc., sont parfaitement mouillées à la surface inférieure, qui n'a pas de stomates; mais de la face supérieure, sur laquelle se rencontrent ces petites ouvertures, l'eau s'écoule en gouttelettes arrondies. La signification de ce fait pour l'économie des plantes est évidente; par un contact prolongé avec l'eau, les ouvertures des stomates se fermentaient et empêcheraient ainsi la sortie et l'entrée rapide des gaz.

§ 50. La surface interne des parois cellulaires paraît posséder toujours un pouvoir d'imbibition prononcé; elle est en contact avec le protoplasma, et celui-ci avec la sève; ainsi, lorsqu'en outre la surface extérieure de la cellule peut être mouillée, toutes les conditions nécessaires à la diffusion se trouvent réalisées. Nous pouvons, pour le moment, laisser de côté les différences qu'offrent la cellulose et le protoplasma au point de vue de la diffusion, mais il ne sera pas inutile d'esquisser, en nous appuyant sur les lois de la diffusion, ce qui arrivera lorsqu'une cellule se trouvera en contact avec une solution de différentes substances; c'est le cas pour toutes les plantes qui tirent leur nourriture de l'eau de la mer, des fleuves, des marais ou de solutions artificielles.

Supposons que le liquide qui mouille la surface extérieure de la cellule contienne en dissolution trois sels:  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , de telle façon que pour une unité d'eau, on ait des poids  $m_{(a)}$ ,  $n_{(b)}$ ,  $p_{(c)}$  des substances dissoutes. Le cas le plus général est celui où, lorsqu'une unité d'eau pénètre dans la paroi pour la saturer, la composition quantitative de la solution est modifiée; chaque molécule de sel est unie avec l'eau qui la dissout par une certaine force, suivant laquelle l'eau qui pénètre dans la membrane cherchera à entraîner les molécules  $a$ ,  $b$  et  $c$ . Mais l'attraction moléculaire de la membrane est différente pour l'eau et pour  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ; le nombre des molécules d'eau et des molécules  $a$ ,  $b$  et  $c$  qui pénétreront simultanément dans la membrane est donc une fonction des différentes affinités de l'eau et de la membrane, de l'eau et d' $a$ ,  $b$  et  $c$ , de la membrane et d' $a$ ,  $b$  et  $c$ , et enfin d' $a$ ,  $b$  et  $c$  les uns pour les autres.

<sup>1</sup> Voyez Bonnet, Usage des feuilles, I.

Ainsi chaque unité d'eau qui pénètre dans la membrane ne sera pas accompagnée des quantités  $m$ ,  $n$ ,  $p$  des substances  $a$ ,  $b$  et  $c$ , mais des quantités  $\frac{m}{u}$ ,  $\frac{n}{x}$ ,  $\frac{p}{y}$ , dans lesquelles  $u$ ,  $x$  et  $y$  ont des valeurs très-différentes et peuvent être des nombres entiers ou des fractions. On peut supposer que les valeurs  $\frac{1}{u}$ ,  $\frac{1}{x}$  et  $\frac{1}{y}$  ne sont point les mêmes pour la cellulose et le protoplasma, puisque ces deux substances se comportent très-différemment à l'égard des matières colorantes, qui ne pénètrent pas le second pendant la vie, tandis qu'elles peuvent traverser la première. — Si maintenant l'équilibre moléculaire s'établit pour un instant dans la membrane, nous avons à l'extérieur une solution qui contient dans une unité d'eau  $m_{(a)}$ ,  $n_{(b)}$ ,  $p_{(c)}$ , et nous supposons pour le moment qu'elle est assez abondante pour qu'on puisse négliger les changements introduits par l'imbibition dans la membrane; la membrane elle-même contient une unité d'eau renfermant  $\frac{m_{(a)}}{u}$ ,  $\frac{n_{(b)}}{x}$ ,  $\frac{p_{(c)}}{y}$ . La chose serait bien plus compliquée si la solution était assez peu abondante pour que sa modification doive entrer en ligne de compte. Mais nous laissons pour le moment ce cas de côté, et nous supposons que l'équilibre momentané est de nouveau détruit dans la membrane saturée; une portion de la membrane est, par exemple, en contact avec une autre cellule qui lui enlève de l'eau. Les molécules liquides se dirigeront aussitôt de ce côté-là, et la membrane en absorbera de nouvelles pour remplacer ce qu'elle a perdu. Ainsi l'eau se trouve en mouvement soit à l'extérieur, soit à l'intérieur de la membrane; les molécules solides restent indifférentes; pour elles, l'équilibre peut n'être pas encore rompu, et la membrane est parcourue par un courant d'eau qui n'est pas accompagné d'un mouvement des substances dissoutes; mais si, à l'extérieur de la cellule ne se trouve qu'une faible quantité de solution, celle-ci deviendra plus concentrée et un nouvel équilibre devra s'établir entre elle et le pouvoir d'imbibition de la membrane; l'absorption de l'eau amènera bien ainsi un dérangement dans les molécules dissoutes, mais ce ne sera qu'un effet secondaire. Avec la cause que nous avons assignée à l'ébranlement, tout le phénomène peut se passer dans la membrane sans que rien pénètre dans le protoplasma ou la sève; mais si le protoplasma lui-même absorbe de l'eau, il la prendra dans les couches intérieures de la membrane, et alors le courant de diffusion se dirigera horizontalement à travers la membrane, etc. — Supposons maintenant que



dans l'intérieur du protoplasma la molécule solide *a* entre dans une nouvelle combinaison, l'équilibre moléculaire sera aussitôt détruit par rapport à cette substance ; la molécule de protoplasma cherche à absorber une nouvelle quantité du sel *a*, et la trouve dans les couches intérieures de la membrane ; si l'attraction qu'elle exerce est assez forte, elle arrachera les molécules de *a* de la place qu'elles occupent dans l'intérieur de la cellulose ; cette place ainsi libérée dans la couche la plus interne de la cellulose est aussitôt occupée par une molécule *a* de la couche précédente, et le mouvement s'étend ainsi de proche en proche jusqu'à la couche la plus extérieure, qui, à son tour, reprend une molécule de *a* dans la solution. Nous avons alors un courant des molécules de *a* se dirigeant à travers la membrane du côté du protoplasma ; les molécules d'eau, de *b* et de *c* peuvent n'y prendre aucune part, ou, en tous cas, n'en être affectées que secondairement ; par exemple, les molécules d'*a* peuvent, en pénétrant dans la membrane, rester enveloppées d'une petite sphère d'eau. Une cause peut aussi se manifester qui mette en mouvement les molécules *b* : par exemple, si elles se cristallisent dans la sève, celle-ci pourra en absorber une nouvelle portion qu'elle tirera du protoplasma ; celui-ci en prendra à la membrane qui, à son tour, en tirera de la solution, et ainsi un nouveau courant s'établira. En même temps *c* peut être attiré par les cellules voisines de celle que nous considérons ; ainsi ses molécules se mettront en mouvement et, ou bien traverseront directement la cellule (deux fois la membrane, le protoplasma et la sève), ou bien se dirigeront à travers les espaces intermoléculaires de la membrane jusqu'au point où elles pénètrent dans la cellule voisine. Chacun des quatre mouvements moléculaires (de l'eau, d'*a*, *b* et *c*) doit son origine à une cause particulière ; ils sont indépendants (peut-être pas dans leurs conséquences) les uns des autres, et peuvent avoir des vitesses et des directions différentes. On ne peut guère imaginer une cause qui fasse pénétrer la solution comme telle dans l'intérieur de la membrane ; ses mouvements sont dus à des attractions moléculaires qui sont différentes pour chacune de ses parties constituantes ; l'équilibre moléculaire sera rompu par le rôle que les différentes parties de la solution joueront dans la cellule, et ce rôle est différent pour chacune d'entre elles. On peut donc dire, bien qu'avec quelque exagération, que les différentes parties d'une solution sont indépendantes les unes des autres vis-à-vis des phénomènes de la diffusion ; cette thèse s'approchera d'autant plus de la

vérité, que la solution sera plus diluée et en plus grande abondance. L'attraction respective des molécules *a*, *b* et *c* peut être telle que, par exemple, lorsque *b* se met en mouvement, il entraîne à sa suite dans la même direction un certain nombre de molécules de *c*; d'autres effets peuvent être produits par la combinaison des attractions de l'eau, de la membrane et des substances dissoutes; il peut se faire, par exemple, que plus la quantité de *a* qui entre est considérable, moindre est celle de *b*, etc. — Les mouvements des parties constituantes de la solution seront particulièrement modifiés par le degré de développement de la ou des cellules. Le cas le plus simple est celui d'une cellule isolée, comme celle des Palmellacées, des Protococcacées, etc.; aussi longtemps qu'elle se développera rapidement aux dépens de ses principes élaborés, elle absorbera surtout de l'eau; mais lorsqu'elle cessera de croître et se mettra à assimiler, elle-même se remplissant d'amidon, d'huile et de protoplasma, elle absorbera principalement les sels nécessaires à cette opération. Dans les plantes aquatiques pluricellulaires, les choses se passeront à peu près de même; dans celles qui sont douées d'organes aériens, l'absorption de l'eau s'opérera par suite de la transpiration; celle des principes nutritifs se réglera sur l'activité chimique des organes de végétation.

De tout ce qui précède nous pouvons conclure qu'une plante absorbe dans la solution qui l'entoure les principes nécessaires dans les proportions convenables; la solution pourra donc s'écarter notablement de la quantité exacte de substances dont la plante a besoin. Pourvu qu'elle contienne les éléments nécessaires et qu'elle soit assez concentrée pour qu'un nombre de molécules suffisant aux besoins de la plante vienne, dans un temps donné, au contact de la surface absorbante, les proportions des principes nutritifs pourront varier beaucoup, et des plantes très-différentes trouveront à satisfaire dans la même solution leurs prétentions également différentes; ce n'est pas la solution qui pénètre dans la plante, mais c'est la plante qui tire de la solution ce dont elle a besoin. Dans ce sens, on peut bien parler d'un pouvoir électif de la plante, mais il n'a rien d'absolu. Différentes circonstances dépendant uniquement du degré de concentration de la solution et des propriétés moléculaires des parties de la cellule pourront faire que la plante absorbe beaucoup plus d'une substance qu'elle ne peut en élaborer; c'est par la même raison que des substances tout à fait indifférentes au point de vue nutritif peuvent pénétrer dans le végétal. Je ne parle pas ici des

substances vénéneuses qui tuent les cellules, détruisent leur organisation chimique et moléculaire et interrompent le cours régulier de la vie de la plante. Puisque la plante, tout en se laissant pénétrer par des principes indifférents ou même nuisibles, cherche toujours, même dans des circonstances défavorables, à absorber dans une solution la quantité de principes dont elle a besoin, on peut dire qu'elle est douée d'un « pouvoir électif quantitatif<sup>1</sup>. » Vraisemblablement il existe pour chaque plante une combinaison de principes nutritifs qui lui est particulièrement favorable, dans laquelle elle croît plus vite et mieux ; la végétation sera d'autant plus incomplète, que la solution qu'on lui fournit est plus éloignée de cet idéal.

Sous l'influence des forces qui mettent en mouvement les molécules d'une solution (diffusion), des combinaisons chimiques peuvent être détruites, fait qui peut acquérir une grande importance dans l'intérieur des plantes, où les forces de diffusion sont si énormément développées. La membrane externe des organes absorbants est plus ou moins pénétrée des combinaisons qui existent dans l'intérieur de la cellule jusque sur sa surface extérieure. Ces substances arrivent ainsi en contact avec celles qui se trouvent dans la solution environnante. De cette façon, des transformations chimiques peuvent immédiatement se faire jour, et les sels dissous être décomposés. On pourrait, par ce moyen, expliquer l'observation suivante de Knop : Il a montré que, pendant la végétation de cette plante de maïs dont il a été déjà plusieurs fois question<sup>2</sup>, les nitrates de potasse, de chaux et de magnésie avaient cédé leur acide à la plante ; une partie des bases qui étaient restées en arrière fut retrouvée dans la solution comme carbonate de chaux et de magnésie et sulfate de potasse. Cette explication rencontre pourtant une difficulté dans le fait que plusieurs sels se trouvaient à la fois dans la solution qui entourait les racines.

La relation particulière de la plante avec le liquide ambiant, que j'ai désignée sous le nom de pouvoir électif quantitatif, a été découverte par Th. de Saussure et depuis lors confirmée par des faits nombreux. Schulz-Fleeth (*der rationelle Ackerbau*, 1856, p. 123) en donne une explication assez exacte, lorsqu'il dit que l'eau et les substances qu'elle renferme ne pénètrent dans la plante que si « l'équilibre endosmotique » est rompu à l'intérieur et à l'extérieur des racines ; cela arrive tout naturellement

<sup>1</sup> Cette expression n'est pas parfaitement claire ; je l'emploierai cependant jusqu'à ce qu'on en ait proposé une meilleure.

<sup>2</sup> *Landw. Versuchsstat.*, Heft XI, 174. Stohmann, *Ann. der Chemie und Pharmacie*, 1862.

lorsque la plante a élaboré des principes absorbés. Les travaux de Brücke, de Ludwig, de Cloëtta, de Fick prouvent surabondamment qu'une solution renfermant différents principes ne peut pas pénétrer telle quelle dans la plante.

Th. de Saussure <sup>1</sup> a montré qu'une même plante, placée successivement dans différentes solutions également concentrées, absorbe pour le même volume d'eau des quantités inégales des substances dissoutes; la même chose se présente si deux ou trois sels se trouvent réunis dans la même solution. Il a, de plus, toujours observé que la solution qui pénètre dans la plante est moins concentrée que celle dans laquelle elle est plongée. Les plantes employées dans ses expériences, *Polygonum Persicaria* et *Bidens cannabina*, perdaient par la transpiration des quantités d'eau considérables, qu'elles remplaçaient par l'absorption; l'élaboration des substances dissoutes n'était, au contraire, point accélérée. C'étaient tantôt des matières qui pénètrent difficilement dans les cellules, comme la gomme ou le sucre, tantôt des sels qui, comme l'acétate de chaux, ne sont que d'une utilité douteuse pour la plante, tantôt de véritables poisons, comme le sulfate de cuivre. — Les résultats de de Saussure ont été confirmés par Trinchinetti <sup>2</sup> dans tous leurs points essentiels. Cet auteur employait des solutions, par exemple, de salpêtre et de sel marin; le *Mercurialis annua* et le *Chenopodium viride* absorbèrent beaucoup de salpêtre et très-peu de sel; la même chose arriva lorsque la solution contenait trois fois autant de chlorure de sodium que de salpêtre; le *Chenopodium viride* absorba presque tout le salpêtre, le *Solanum Lycopersicum* presque uniquement du sel marin. Dans une solution de sel ammoniac et de sel marin, le *Mercurialis* prit surtout la première de ces substances, et une plante de fève surtout la seconde. Aucune plante n'absorba ni une solution de noix de galle ni une solution diluée d'amidon; une solution de sucre ne pénétra que par des racines endommagées; les matières colorantes organiques de même. Plusieurs plantes (lentilles, fèves, *Polygonum Persicaria*, etc.) absorbèrent l'ulmate de potasse, mais on ne put pas le retrouver dans leur intérieur (voyez : Schlossberger in *Ann. der Chem. und Physik*, LXXXI, p. 122). Schulz-Fleeth <sup>3</sup> compara les bases et les acides contenus dans de l'eau ordinaire avec ceux des plantes qui s'y étaient développées (*Chara fœtida*, *Hottonia palustris*, *Nymphaea lutea* (parties submergées), *Nymphaea lutea* et *alba* (feuilles aériennes), *Stratiotes aloides*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*, *Arundo Phragmites* (la plante entière); les cendres de ces diverses plantes différaient, au point de vue de leur composition quantitative, non-seulement entre elles, mais encore d'avec celle de l'eau qui les avait nourries.

Je cite quelques exemples des résultats :

<sup>1</sup> Recherches chimiques, chap. VIII.

<sup>2</sup> Augusto Trinchinetti, « Sulla facoltà assorbente delle radici de vegetabili. » Milano, 1843-44, extrait par Mohl, *Bot. Zeitg*, 1845, p. 111.

<sup>3</sup> « Ueber die unorganischen Bestandtheile einiger Wasserpflanzen. » *Pogg. Ann.* 1851, Band LXXXIV, p. 80.

L'eau contenait dans 1000 parties.		Les cendres contenaient dans 100 parties			
		Chara foetida <sup>1</sup> .		Hottonia palustris <sup>2</sup> .	Stratiotes aloides <sup>3</sup> .
		I.	II.		
Potasse . . . . .	0,0054	0,49	0,23	8,34	30,82
Soude . . . . .	—	0,18	0,12	3,18	1,21
Chlorure de sodium.	0,0335	0,14	0,08	8,94	2,72
Oxyde de fer . . . .	traces.	0,04	0,16	1,82	0,38
Chaux . . . . .	0,0533	54,73	54,84	21,29	10,73
Magnésie . . . . .	0,0112	0,57	0,79	3,94	14,35
Acide phosphorique.	0,0006	0,31	0,16	2,88	2,87
Acide sulfurique . .	0,0072	0,24	0,28	6,97	3,48
Acide carbonique. .	0,0506	42,60	42,86	21,29	30,37
Acide silicique . . .	traces.	0,70	0,33	18,64	1,81

Gödechens <sup>4</sup> a analysé quatre espèces de Fucus croissant sur la côte occidentale de l'Écosse, vers l'embouchure de la Clyde :

	Fucus digitatus.	Fucus vesiculosus.	Fucus nodosus.	Fucus serratus.
Potasse . . . . .	22,40	15,23	10,07	4,51
Soude . . . . .	8,29	11,16	15,80	21,15
Chaux . . . . .	11,86	9,78	12,80	16,36
Magnésie . . . . .	7,44	7,16	10,93	12,66
Oxyde de fer . . . . .	0,62	0,33	0,29	0,34
Chlorure de sodium. . . . .	28,39	25,10	20,16	18,76
Iodure de sodium . . . . .	3,62	0,37	0,54	1,33
Acide sulfurique. . . . .	13,26	28,16	26,69	21,06
Acide phosphorique. . . . .	2,56	1,36	1,52	4,40
Acide silicique. . . . .	1,56	1,35	1,20	0,43
Cendres % . . . . .	20,4%	16,39%	16,19%	15,63%

Ces chiffres ne montrent pas seulement que différentes plantes absorbent dans le même milieu des quantités très-différentes des substances dissoutes; ils prouvent aussi que dans les plantes submergées, où il n'y a pas de véritable transpiration et conséquemment pas de courant d'eau, les molécules salines peuvent se mouvoir beaucoup plus rapidement que les

<sup>1</sup> Cendres de la plante entière: I et II proviennent de différentes places; 100 parties (poids sec) contenaient 54,584 de cendres.

<sup>2</sup> Considérée comme plante submergée, c'est-à-dire sans les feuilles; la cendre contenait 1,75 % d'oxydure de manganèse; 100 parties de matière sèche donnent 16,69 de cendres.

<sup>3</sup> 17,19 de cendres pour 100 de matière sèche.

<sup>4</sup> Ann. d. Chemie u. Pharmacie, LIV, 351, cité dans Rochleder, Chem. u. Phys. der Pflanzen, p. 121.

molécules aqueuses ; on peut admettre que ces végétaux n'ont absorbé que la quantité d'eau que contient leur organisme ; vis-à-vis de celle-ci, la proportion de sels que renferment leurs tissus est énorme. En effet, si l'on suppose dans quelques-unes de ces plantes à l'état frais 90 % d'eau, dans 1000 parties il y en aura 100 de matière sèche, qui contiennent (dans l'*Hottonia*, par exemple, suivant Schulz-Fleeth) 16,7 parties de cendres. Pour 900 parties d'eau la plante a donc absorbé plus de 16 parties de sel ; dans le liquide ambiant, le rapport n'est que de 0,1618 pour 1000. Également, dans l'*Hottonia* nous trouvons 0,53 d'acide phosphorique pour 1000 d'eau de végétation ; l'eau extérieure n'en contient que 0,0006 pour 1000, soit 900 fois moins. Cela signifie que si la plante contient véritablement toute l'eau qu'elle a absorbée, les molécules d'acide phosphorique ont cheminé 900 fois plus vite que les molécules de liquide. La plante est donc pour certaines substances un centre d'attraction vers lequel se dirige un courant actif de molécules. Nous trouvons quelque chose de semblable dans l'iodure de sodium qui, répandu en très-faible quantité dans l'eau de mer, s'accumule dans les *Fucus*. On peut reconnaître une analogie entre cette accumulation de certaines substances dans des plantes submergées et celle du carmin dissout dans la caséine ou l'albumine ; si l'on suspend un morceau d'une de ces substances dans une solution de carmin, il la décolore ; il attire à lui toute la matière colorante, et devient d'un rouge foncé<sup>1</sup> ; il joue ainsi le rôle d'un centre d'attraction vers lequel toutes les molécules se dirigent.

Naturellement, cette attraction ne peut pas s'exercer à distance ; l'albumine absorbe les molécules les plus rapprochées d'elle ; celles-ci sont immédiatement remplacées par celles de la couche suivante, qui sont absorbées à leur tour ; ce n'est que de proche en proche que le mouvement peut se propager ; les choses doivent se passer de même à la surface absorbante des plantes ; seulement ce n'est plus un simple dépôt de principes nutritifs qui a lieu ; ils sont immédiatement soumis à certaines actions chimiques. On pourrait cependant imaginer que l'acide silicique répandu dans l'eau se dépose simplement dans les membranes comme les matières colorantes dans l'albumine. Dans les *Chara* incrustés de chaux, la petite proportion de bicarbonate de chaux qui est dissoute dans l'eau environnante se dépose sous forme de carbonate simple à la surface extérieure des cellules ; il s'établit de cette façon une sorte de courant des molécules qui viennent se déposer sur la plante. Les mouvements de l'eau (courants, vents, etc.) contribuent à amener constamment au contact de la plante des portions nouvelles tenant des sels en dissolution. Enfin, le fait que des plantes dont les cendres offrent une combinaison très-différente peuvent vivre sur le même sol, montre que chacune tire du réservoir commun les principes qui lui sont nécessaires ; de plus, deux plantes de la même espèce ayant crû sur des sols très-différents offrent toujours, dans la composition de leurs cendres, une analogie caractéristique, bien qu'il puisse y avoir pour certains éléments des écarts considérables. Si le sol sur lequel une plante vit est très-pauvre en un principe dont elle ait besoin, elle ne pourra l'absorber que peu à peu ; sa végétation sera plus

<sup>1</sup> Maschke, Bot. Zeitung, 1859, p. 23.

lente et moins vigoureuse; l'absorption des autres éléments sera également ralentie; mais si le principe en question se trouve très-abondant dans le sol, il sera rapidement absorbé et la végétation sera activée (c'est-à-dire qu'une plus grande quantité de matière sèche sera formée dans un temps donné); une autre circonstance tendra à augmenter l'absorption de ce principe; à cause de son abondance même, l'équilibre moléculaire à l'intérieur et à l'extérieur ne s'établira que s'il en pénètre davantage dans la plante. Cette dernière circonstance peut donner lieu, pour les plantes fixées au sol, à des rapports très-complicqués; je reviendrai là-dessus dans le paragraphe suivant. Les citations suivantes du travail de Malaguti et Durocher<sup>1</sup> montrent jusqu'à quel degré peut s'élever l'influence du sol sur la composition des cendres des mêmes plantes. 100 de cendres contenaient, par exemple, en chaux :

	Sol calcaire.	Sol non calcaire.
Brassica oleracea . . .	27,98	13,62
» Napus. . . . .	43,60	19,48
Trifolium pratense . .	43,32	29,72
» incarnatum. . .	36,18	26,68
Scabiosa arvensis . . .	28,60	17,16
Allium Porrum. . . . .	22,61	11,41
Dactylis glomerata . .	6,24	4,62

La proportion pour cent, d'acide sulfurique était :

	Sol argileux.	Sol calcaire.
Brassica oleracea. . . .	4,63	3,56
» Napus . . . . .	7,19	4,20
Trifolium pratense . . .	3,86	3,05
» incarnatum . . . .	3,05	1,74
Scabiosa arvensis. . . .	3,70	2,65

Pour la potasse et la soude, les résultats furent les suivants :

	Brassica napus.	Trifolium pratense.	Trifolium incarnatum.	Allium Porrum.	Quercus peduncul.
<i>Sol calcaire.</i> }	Soude . . 5,56	4,80	13,80	2,26	2,18
	Potasse. . 12,34	9,60	19,11	40,23	11,60
<i>Sol argileux.</i> }	Soude . . 3,00	1,60	4,80	2,00	traces.
	Potasse. . 25,42	27,20	28,74	42,44	19,83

Les parasites n'absorbent pas non plus leurs principes nutritifs suivant les proportions dans lesquelles ils sont contenus dans les plantes qui les portent. Ainsi, suivant Schlossberger et Döpping<sup>2</sup>, la *Dædalia quercina* accumule dans ses tissus l'acide phosphorique, qui n'est contenu qu'en faible quantité dans le bois pourri sur lequel elle vit et qui contient proportionnellement beaucoup plus d'acide phosphorique que le bois du pommier.

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. 1858, LX, p. 230.

Ann. d. Chemie u. Pharm., XXXII, p. 115. Rochleder, l. c., p. 125.

§ 51. Dans le paragraphe précédent, nous n'avons considéré que le cas le plus simple, celui où la surface de la plante est en contact avec une solution de principes nutritifs qui n'est travaillée par aucune autre force; c'est ce qui se présente pour les plantes submergées, pour celles dont les racines flottent librement dans l'eau et pour celles qu'on cultive dans des solutions artificielles. Mais si la plante se développe dans un milieu absorbant, le liquide sera soumis aux forces d'adhésion de celui-ci en même temps qu'à celles du végétal; les premières feront opposition aux secondes, et les rapports seront beaucoup plus compliqués. Les plantes souterraines et celles dont les racines se développent de préférence dans un terrain sec (non saturé d'eau) se trouvent dans ce cas.

Le sol, suivant sa nature et suivant sa composition chimique, représente un corps plus ou moins poreux et souvent même spongieux; il exerce sur la solution d'éléments nutritifs qui pénètre dans ses interstices, des forces soit purement moléculaires, soit chimiques; les éléments constitutifs de la solution seront ainsi différemment affectés, et pourront même être repris au liquide. Pour faciliter l'intelligence de ces phénomènes, je commencerai par ne parler que de l'eau pure avant d'aborder les rapports des principes dissous avec le sol.

§ 52. *Absorption de l'eau contenue dans le sol*<sup>1</sup>. Afin de savoir toujours exactement de quoi nous parlons, il ne sera question ici que des plantes qui croissent dans un sol cultivable, c'est-à-dire approprié à la végétation en général. Un sol pareil (sans que sa composition chimique y soit pour rien) contient tout au plus la quantité d'eau que retiennent ses forces d'adhésion et ordinairement beaucoup moins; c'est ce qu'on rencontre en général à la superficie des champs, des prairies sèches, dans le sol des forêts et la terre de jardin; normalement, un sol pareil ne contient pas d'eau en gouttes; elle s'écoule toujours rapidement (par le sous-sol poreux, par des drains, etc.) lorsque la pluie, la fonte des neiges, etc., ont rempli momentanément les pores d'un liquide qui n'est pas soumis aux forces d'adhésion. Ce terrain consiste en morceaux pierreux de différentes grandeurs et en une masse friable plus ou moins pulvérisée; cette dernière peut être sablonneuse, argileuse et renfermer des fragments d'humus. Plus ces deux derniers éléments sont

<sup>1</sup> Le contenu de ce paragraphe est tiré de mon mémoire: « Études sur les racines. » Landw. Versuchstat., 1859, cah. IV, 1.



abondants, plus le sol, dans ses rapports avec l'eau, se rapproche des corps organiques spongieux. Il est connu que les plantes de culture ordinaires ne réussissent pas sur un sol pareil quand les interstices sont remplis d'eau; je n'ai pas besoin de m'étendre sur les causes, qui sont évidemment le manque d'air et la pourriture occasionnée par les restes organiques. Il nous suffit de savoir que l'eau contenue ordinairement dans le sol est soumise aux forces d'attraction de celui-ci, puisqu'elle ne s'écoule pas, et que les nombreuses plantes qui prospèrent dans des conditions pareilles doivent la lui enlever. Plus la quantité d'eau contenue à un moment donné dans un certain volume du sol est inférieure au maximum qu'il en peut retenir, plus ses forces d'attraction agiront et plus la plante devra déployer d'énergie pour se procurer le liquide nécessaire; c'est dans cette situation que se trouvent les plantes pendant la plus grande partie de leur végétation, car le sol n'est saturé d'eau qu'immédiatement après la pluie; dans les intervalles, ce qu'il en contient est souvent bien loin d'égaliser ses capacités. Les plantes tirent encore de l'eau d'un sol pareil, en apparence sec, friable et ne laissant rien couler même sous une forte pression, puisque, malgré la transpiration, elles conservent leur turgescence. Beaucoup même ne peuvent réussir que dans des conditions pareilles; si on les cultive en pot et qu'on arrose assez souvent pour que le sol soit toujours saturé sans jamais renfermer d'eau courante, elles souffrent notablement; elles prospèrent au contraire si, suivant l'ancien usage, on laisse la terre se dessécher fortement entre chaque arrosage; cela est d'autant plus vrai que l'humus et l'argile sont plus abondants. Dans un sol qui n'est pas saturé d'eau, les interstices peuvent être remplis de vapeur, et l'on serait tenté d'attribuer aux racines la propriété de condenser cette vapeur et de fournir ainsi de l'eau à la plante. Il n'est pas impossible que cette vapeur se dépose parfois à la surface des racines en gouttelettes comme la rosée, mais jamais ce moyen ne fournira la quantité d'eau nécessaire; d'un autre côté, les racines ne paraissent pas avoir la propriété d'absorber la vapeur telle quelle, parce que (comme je l'ai montré dans le travail cité) elles persistent à transpirer, comme les parties aériennes, dans un espace d'air presque saturé de vapeur. Il ne me semble, du reste, pas nécessaire d'avoir recours à des suppositions pareilles pour expliquer comment les racines absorbent l'eau contenue dans le sol, qui la retient par ses forces d'adhésion. En m'appuyant uniquement sur des faits faciles à constater et sur les observations qu'on peut faire

sur des plantes végétant dans des vases de terre, voici comment je me représente ce qui se passe; la fig. 16 peut aider à le compren-

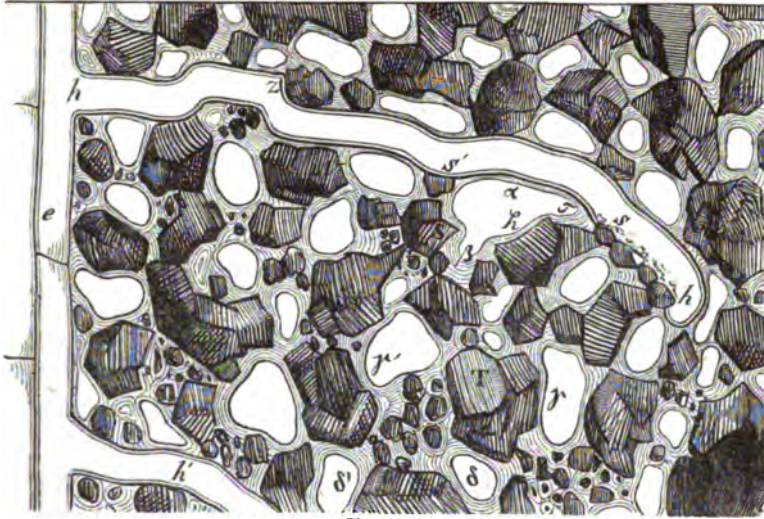


Fig. 16.

dre : Soit *e* l'épiderme d'une racine perpendiculaire ; sur l'une des cellules a crû le poil radicaire *h h*, qui s'est soudé à certaines particules du sol *z* et *s*. Les corps ombrés représentent des fragments microscopiques du sol, entre lesquels sont des espaces remplis d'air qui, dans le dessin, ont été laissés en blanc. Chaque granule de terre est entourée d'une mince couche d'eau qu'elle retient par ses forces d'attraction ; dans les points où s'unit l'action de deux particules voisines (par exemple sur les angles saillants), l'eau s'amasse en plus grande abondance ; ces sphères d'eau sont représentées par des lignes sinueuses, par exemple  $\beta$  et  $\gamma$ . La superficie du poil radicaire est aussi revêtue d'une mince couche d'eau ( $\alpha$ ), et ses parois spongieuses en sont saturées. Supposons que, pour un moment, le poil est inactif et qu'aucun dérangement ne survient dans le sol. Des couches d'eau se trouvent entre toutes les particules du sol non-seulement en contact avec elles, mais dans un certain état d'équilibre. Si l'on enlevait, par exemple, la couche d'eau en  $\gamma$ , l'équilibre serait rompu dans tout le système, et immédiatement l'eau s'écoulerait de  $\delta$ , de  $\beta$  et d'autres points vers  $\gamma$ , jusqu'à ce qu'il fût rétabli. Admettons maintenant que le poil *h h* absorbe, grâce aux forces mentionnées dans le § 50, l'eau  $\alpha$  ou  $\tau$ ; celle-ci pénètre dans l'intérieur du poil, ou se meut dans l'épaisseur de la membrane *S*; la superficie

de celle-ci aura donc en  $\alpha$  et en  $\tau$  moins d'eau que ne le comporte sa force d'attraction; elle en tire de  $\tau$ ; l'eau de  $\beta$  se dirigera aussitôt vers ce point, et le mouvement se propagera en  $\gamma$ ,  $\delta$ , etc. jusqu'à ce que l'équilibre moléculaire de toutes les couches de liquide soit rétabli; mais elles seront plus minces qu'auparavant, et le sol en tout plus sec. Ce dessèchement partiel ne se fait pas sentir seulement dans le voisinage immédiat du poil radicaire, mais il atteint immédiatement les parties les plus éloignées, puisqu'un courant s'établit, se dirigeant vers  $\alpha$  ou  $\tau$ . Cette idée se trouve confirmée par le fait facile à observer dans des grands vases de verre où végètent des plantes, que la terre ne se dessèche pas seulement près de la racine, mais autant qu'on en peut juger par sa couleur, l'effet se fait sentir simultanément jusque dans les parties les plus éloignées. Ce mouvement de l'eau, facile à expliquer par les forces moléculaires, n'est donc point limité à des distances microscopiques. Chaque poil radicaire devient le centre d'un courant dirigé vers lui de tous les côtés; les molécules d'eau arrivent de toutes parts vers l'axe d'une racine couverte de milliers de poils semblables.

Si nous supposons l'enveloppe aqueuse d'un fragment du sol partagée en couches très-minces  $a, b, c, d, \dots, n$ ,  $n$  étant la plus externe et  $a$  touchant immédiatement le fragment de terre, les molécules de cette dernière couche seront retenues avec un maximum de force qui ira décroissant dans  $b, c$ , etc.; la couche  $n$  ne sera retenue, lorsque le sol est saturé, qu'avec une force juste suffisante pour l'empêcher de s'écouler. Dans le cas que nous avons représenté, lorsque l'équilibre sera rompu par une absorption en  $\alpha$  et en  $\tau$ , ce ne sera que la couche externe, celle qui étant la moins solidement retenue, doit se mettre le plus aisément en mouvement, qui s'écoulera de  $\beta, \gamma, \delta$  vers  $\alpha$  ou  $\tau$ . — Plus le poil a absorbé, plus les enveloppes d'eau sont minces dans tout le système, et plus la force qui retient la couche extérieure (qui maintenant est peut-être  $c$ ) est grande; la force qui fait pénétrer l'eau dans la paroi du poil doit donc aussi augmenter, et l'ébranlement se communiquera toujours plus difficilement et plus lentement de  $\alpha$  à  $\beta, \gamma, \delta$ . Il peut venir enfin un moment où les particules du sol retiennent les couches d'eau assez fortement pour que rien n'entre plus dans les parois du poil. Sa superficie sera peut-être bien encore recouverte d'une couche de liquide très-mince, qui ne fait défaut à aucun corps imbibé. Si la racine se trouve en communication avec une tige aérienne feuillée, la transpiration continuera à enlever de l'eau à la plante; ces pertes

n'étant plus réparées par l'absorption, l'intérieur de la plante se dessèche; les cellules, qui ne sont plus suffisamment remplies, deviennent flasques, et les feuilles se fanent. — Dans de certaines circonstances on peut, connaissant le contenu en eau du terrain au moment où les feuilles se fanent, reconnaître la manière dont s'établit l'équilibre entre l'absorption des racines et les forces d'adhésion du sol. J'ai cherché, dans quelques cas<sup>1</sup>, à déterminer la proportion (pour cent) d'eau que contenait le sol lorsqu'une plante de tabac cessait d'en absorber même de très-faibles quantités; dès que dans une atmosphère humide et pendant la nuit, c'est-à-dire la transpiration étant très-faible, les feuilles se fanent, on peut en conclure que les racines ne travaillent presque plus, et que l'équilibre est à peu près établi entre la force d'absorption des racines et la force d'adhésion du sol. De pareilles déterminations ne peuvent pas être très-exactes, et les chiffres suivants ne sont destinés qu'à faire mieux comprendre les rapports que j'ai esquissés. Une jeune plante de tabac qui croissait dans la chambre, dans un mélange de sable et d'humus noir de hêtre, commença à se faner lorsque le sol contenait encore 12,3 % de son poids d'eau (desséché à + 100° C.). Au commencement de l'expérience, il pouvait retenir 46 % de son poids d'eau; la plante de tabac trouvait disponible dans le sol  $46 - 12,3 = 33,7$  % d'eau; les derniers 12,3 % étaient retenus trop fortement pour que les racines pussent les absorber.

Une autre plante de tabac tout à fait analogue se fana pendant une nuit pluvieuse (dans la chambre), lorsque le sol argileux aux environs de ses racines contenait encore 8 % d'eau; il pouvait en retenir par adhésion 52,1 %; disponible pour la plante,  $52,1 - 8 = 44,1$ .

Dans des circonstances analogues, une troisième plante de tabac, enracinée dans du sable quartzeux à gros grains, se fana lorsque le sol contenait encore 1,5 % d'eau; il en pouvait retenir au maximum 20,8 %; disponible pour la plante dans le sol saturé:  $20,8 - 1,5 = 19,3$  %. Plus l'adhésion des dernières couches d'eau aux particules du sol est forte, plus celui-ci en contiendra lorsque les racines cesseront d'absorber; l'humus en contenait alors 12,3 %, l'argile 8 %, le sable seulement 1,5 %. Dans ces conditions, le sol paraissait complètement desséché, et comme les plantes n'ont pas du tout commencé à se faner auparavant, on en conclut que les racines de tabac

<sup>1</sup> Landw. Versuchsstat., Band I, 234.

absorbent, jusqu'au dernier moment au moins, des quantités faibles d'eau; bien avant ce moment, il est impossible, par pression, de faire sortir du liquide de ce sol.

L'expérience suivante conduit à des conclusions analogues<sup>1</sup> : Je pris une plante de *Phaseolus multiflorus* qui avait crû dans de la terre de champ argileuse, dans un vase de terre poreux; je la laissai sans l'arroser, jusqu'à ce que le sol fût bien sec et que les feuilles commençassent à se faner. Je couvris alors le fond d'un vaste bocal de verre d'une couche d'eau de quelques lignes d'épaisseur; au milieu, je plaçai un verre à boire renversé et sur son fond le pot à fleurs. Le couvercle qui fermait le grand bocal était muni d'un trou à travers lequel passait la tige et les feuilles de la plante qui se trouvaient ainsi dans l'air de la chambre. Le vase qui contenait la terre et les racines se trouvait dans le grand bocal, dans une atmosphère à peu près saturée de vapeur d'eau. Il s'agissait de voir si le sol condenserait assez de vapeur pour fournir aux racines l'eau nécessaire à la transpiration des feuilles. C'est ce qui arriva; les feuilles flétries se rafraîchirent et restèrent turgescents pendant deux mois (juin et juillet) sans jamais se faner. Ainsi, bien que le sol parût toujours parfaitement sec et ne dût son eau qu'à la condensation des vapeurs ambiantes, les racines y trouvèrent encore assez d'humidité pour satisfaire aux besoins du reste peu étendus de la plante. Mais cette quantité d'eau n'était pas suffisante pour développer de nouveaux organes, et aucune feuille nouvelle ne s'épanouit. Une expérience semblable, faite sur une plante de tabac portant trois feuilles et croissant dans de l'humus de hêtre, donna des résultats analogues mais moins complets.

Puisque les racines des plantes terrestres peuvent soustraire l'eau qui leur est nécessaire aux forces d'adhésion du sol, elles se trouvent dans une situation très-favorable, leur superficie étant en contact avec l'air qui remplit les interstices du terrain. Tandis que les racines des plantes flottantes qui peuvent absorber leur eau sans difficulté doivent tirer de cette eau elle-même l'oxygène nécessaire à leur respiration. Il est possible que les racines, qui se trouvent dans des conditions si différentes, y soient appropriées par des différences correspondantes dans leur organisation. Dans l'état actuel de nos connaissances, nous ne pouvons dire si les différences qu'on a en effet constatées viennent de là, ou si elles ne sont pas plutôt dues à des rapports purement mécaniques.

<sup>1</sup> L. c., p. 236.

Pour pouvoir apprécier l'influence que le contact de l'eau et de la terre a sur la formation des racines, il est nécessaire d'examiner *la même* plante dans ces différentes circonstances. Les recherches faites jusqu'à présent dans cette direction n'ont pas pénétré bien avant dans le sujet; on n'est jamais parvenu à rattacher les différences notables qu'on apercevait à une cause certaine; une grande partie de ce que je vais dire ici se trouverait donc peut-être beaucoup mieux à sa place dans un autre chapitre.

Les modifications considérables que subissent les racines des arbres ou des plantes cultivées lorsqu'elles arrivent à pénétrer dans un bassin d'eau, un tuyau de drain, une source, etc., sont bien connues; elles semblent reposer, en général, sur un allongement considérable accompagné d'une lignification incomplète; mais des recherches exactes font défaut. L'éclairage n'est pour rien dans ce phénomène, qui se manifeste également bien lorsque les racines pénètrent dans un espace souterrain comme un drain; on ne sait s'il faut en chercher la cause dans l'interruption du contact avec le terrain solide, dans l'aération plus imparfaite, dans l'absence ou la présence de certaines substances dissoutes. — Lorsque les racines aériennes simples des Selaginella arrivent dans le sol, elles se ramifient aussitôt abondamment par dichotomie; les racines adventives des entre-nœuds supérieurs du maïs offrent quelque chose d'analogue; dans ces deux cas et dans beaucoup d'autres semblables, l'effet est-il dû à la résistance mécanique du sol, à l'obscurité, à l'humidité, aux principes nutritifs ou à toutes ces causes réunies? D'après Chatin <sup>1</sup>, les racines aériennes se couvrent de poils abondants dans les points où elles touchent des corps solides; la même chose arrive si elles pénètrent dans le sol. « Si on ramène à l'air des racines aériennes ayant poussé dans le sol, comme chez la vanille, ou mieux encore dans l'eau, elles périssent rapidement. » — « Si des racines aériennes arrivent dans la terre ou dans l'eau, elles absorbent cette dernière très-lentement et meurent. »

J'ai indiqué, en 1859 <sup>2</sup>, que les racines des plantes semblent s'accommoder au milieu dans lequel elles végètent et d'où elles tirent les principes nutritifs, et je les comparai en cela aux feuilles amphibies qui changent de forme suivant qu'elles sont submergées, nageantes ou déployées librement à l'air. « Si l'on fait germer dans l'eau des plantes à transpiration forte, comme des fèves ou des courges, qu'on les y laisse jusqu'à ce qu'elles possèdent quelques grandes feuilles et qu'alors on les transporte soigneusement dans la terre, on verra que les racines ne possèdent pas la faculté d'absorber en quantité suffisante l'eau contenue dans le sol; les feuilles se fanent, tandis qu'une plante voisine qui a germé dans la terre et qui se trouve exactement dans les mêmes conditions d'humidité reste parfaitement fraîche. Elles se remettent pourtant bientôt, si l'on sature souvent le sol d'eau, et, au bout d'un certain temps, la plante se comporte comme si elle avait germé dans la terre. Il semble que les racines qui se sont développées dans l'eau n'ont pas la propriété d'absorber rapidement le liquide retenu par les forces d'adhésion du sol, mais qu'elles ont besoin

<sup>1</sup> Bot. Zeitung, 1858, p. 133, 134.

<sup>2</sup> Landw. Versuchsstat., Band II, 13.

d'en rencontrer à l'état tout à fait liquide; plus tard, de nouvelles racines croissent, qui sont adaptées aux nouvelles conditions d'existence de la plante, et celle-ci peut vivre dans un sol en apparence parfaitement sec. » L'expérience de Knop<sup>1</sup>, qui trouva un peu plus tard qu'une plante de maïs élevée dans une solution nutritive, puis transportée dans la terre, continuait à croître, et que les racines qui s'étaient développées dans l'eau, s'allongeaient et se ramifiaient dans le sol, coïncide tout à fait avec la mienne; elle prouve, du reste, seulement que le point de végétation de la racine restait vivant, s'allongeait et produisait ainsi de nouvelles parties adaptées à la vie terrestre; mais elle ne montre pas du tout si les portions préexistantes fonctionnaient dans la terre comme dans l'autre milieu; les racines qui s'étaient développées dans l'eau pouvaient très-bien continuer à croître sans prendre elles-mêmes aucune part à l'absorption dans le sol. (Des racines qui ont crû dans le sol cessent d'absorber dès qu'elles sont enveloppées de périderme; leur sommet continue à pousser, et produit des racines secondaires dans lesquelles pénètrent les principes nutritifs.) La conclusion de Knop (l. c., p. 99) : « Les racines aquatiques se transforment en racines terrestres dès qu'elles sont transportées dans le sol » est donc équivoque, et sous sa forme générale ne ressort point de son expérience. — Du reste, je suis convaincu que les résultats par moi observés proviennent d'une tout autre cause que d'un défaut d'accommodation des racines à la végétation dans le sol; quelque soin qu'on apporte au transport dans le sol des racines qui ont crû dans l'eau, des milliers de poils radiculaires sont brisés, beaucoup sont arrachés, et ceux qui restent intacts ne sont pas dans un contact assez parfait avec les particules du sol; ceux qui se sont développés dans la terre sont, ainsi que je le montrerai plus bas, intimement unis avec les fragments solides; il est impossible de reproduire cela artificiellement; tous les troubles dans les fonctions que j'ai décrits peuvent, jusqu'à de nouvelles découvertes, être attribués à cette circonstance. Je dis plus loin (l. c.): « Lorsqu'on fait germer différentes graines dans la terre, le sable ou la sciure de bois, et qu'on les place dans l'eau dès que la racine principale a atteint environ la moitié de sa longueur, elle continue à croître comme si de rien n'était. Mais si l'on ne met la plante dans l'eau que lorsque les racines secondaires de premier ou de second ordre se sont déjà développées, ces dernières périssent toujours; elles absorbent assez d'eau pour que les feuilles ne se fanent pas, mais se désorganisent lentement; elles sont remplacées par d'autres racines qui se développent au collet avec une rapidité surprenante. Ainsi, les racines qui ont été un certain temps en contact avec des corps hygroscopiques perdent la faculté de vivre dans l'eau. Ces considérations ne regardent, en tous cas, que les portions couvertes de poils radiculaires; les vieilles racines, qui n'en ont plus et qui n'absorbent que très-peu d'eau, supportent sans inconvénient un changement de milieu. Des betteraves, par exemple, dont l'extrémité est placée dans l'eau, y poussent de nombreuses

<sup>1</sup> Landw. Versuchsstat., cah. XIII, 97. Knop dit: « On n'a pas jusqu'à présent montré, à ma connaissance du moins, si les racines aquatiques peuvent se transformer en racines terrestres, etc. » Mon mémoire sur ce sujet lui était fort bien connu, puisqu'il le prend constamment pour but d'attaques mal fondées.

racines sans que celles qui ont vécu dans le sol paraissent souffrir. » Je pensais autrefois avoir trouvé dans les faits que je viens d'esquisser une preuve de l'adaptation des racines au milieu ambiant, mais je crois maintenant qu'il faut chercher ailleurs la cause de ces phénomènes ; une étude microscopique attentive des racines m'a convaincu qu'il est impossible de les débarrasser des particules de terre qui y adhèrent sans déchirer de nombreux poils ; quelque soin qu'on apporte à laver une racine qui a crû dans le sol, on la trouve toujours criblée de blessures innombrables. La racine la plus jeune, dont j'ai parlé en premier lieu, n'étant couverte de poils que dans sa partie la plus âgée, le dommage qu'elle souffre est moindre ; sa partie inférieure se développe rapidement dans l'eau, se couvre de poils, et elle continue à vivre. Mais si elle est plus vieille, si elle est munie de racines secondaires, si elle a atteint sa longueur définitive, elle est déjà dans le sol couverte de poils sur toutes ses parties ; après le lavage, la surface est donc criblée de petites blessures. Les racines épaisses, pivotantes n'ont pas de poils, mais sont couvertes d'une peau lisse ; la surface arrive donc intacte dans l'eau<sup>1</sup>. J'ai déjà dit que les portions les plus jeunes de racines dont les parties les plus âgées se sont développées dans le sol, peuvent croître et vivre dans l'eau. — Si l'on arrache soigneusement des racines qui ont crû dans du terreau et qu'on n'en sépare que ce qui tombe facilement, elles restent entourées d'une enveloppe de particules d'humus intimement unies aux poils ; si l'on place alors la plante dans l'eau, les racines sont bien intactes, mais les fragments d'humus qui y sont attachés désorganisent la surface en se décomposant. Si au lieu d'humus, les racines se trouvent entourées de particules de sable, elles peuvent vivre longtemps dans l'eau sans souffrir. Nobbe s'est approché de cette manière d'expliquer ces phénomènes, sans cependant attacher d'importance particulière à la déchirure des poils. Il rappelle à ce propos, avec beaucoup de raison, que les racines périssent souvent à la suite de la simple transplantation d'un sol dans un autre ; je n'ai aucun doute qu'ici aussi la cause principale n'en soit la déchirure des poils et les dommages que souffrent les plus petites racines latérales. Les végétaux qu'on transplante facilement sont ceux qui produisent rapidement dans le nouveau sol de nouvelles racines et surtout de nouveaux poils qui s'unissent aux particules solides. Nobbe<sup>2</sup>, en comparant et en étudiant soigneusement les racines de blé noir qui ont crû dans le sol et dans l'eau, arrive à la conclusion suivante : « Les différences anatomiques et morphologiques ne sont point suffisantes pour fonder la distinction de racines aquatiques et de racines

<sup>1</sup> Knop (Landw. Versuchsstat., 1863, cah. XIII, 97) dit, sans citer aucun auteur : « Je suis maintenant persuadé que la faculté qu'ont certaines plantes de vivre dans des solutions aqueuses, provient du pouvoir de produire un système de racines aquatiques ; c'est en vain qu'on essaiera d'élever dans l'eau des plantes qui n'ont pas cette propriété. Les racines terrestres ne supportent jamais l'exclusion de l'air par l'eau (ceci n'a jamais été prouvé), et elles ne nourrissent point la plante, car elles ne se transforment jamais en racines aquatiques. » Qu'est-ce qu'il arrive donc aux racines qui ont pénétré depuis le sol dans des aqueducs ? et qu'est-ce que les plantes auxquelles manque le pouvoir de produire des racines aquatiques.

<sup>2</sup> Ibid., p. 121.



aériennes (dans les plantes terrestres) douées de propriétés opposées. » Bien qu'on ne puisse pas dire positivement si les racines de la même plante terrestre qui ont crû dans le sol et dans l'eau sont différemment organisées, il n'en est pas moins certain que l'expression de Knop : « Racines aquatiques » (dans le sens qu'il lui donne) ne s'applique à rien de positif, et que c'est une simple forme de langage de dire qu'une plante terrestre s'est transformée en une plante aquatique (maïs).

Si la question de l'adaptation des racines aux différents milieux ambiants est encore pendante, il est certain que, dans l'eau, les racines se développent différemment suivant la proportion de principes nutritifs qu'elles y trouvent ; dans le sol lui-même, elles se comportent diversement, suivant qu'elles traversent des couches de densités ou de richesses nutritives différentes. J'ai décrit le premier de ces faits en 1859, dans le travail que j'ai déjà cité, et ne m'en suis plus occupé depuis lors ; j'ai montré que, pour des compositions semblables, les racines sont d'autant plus courtes que la solution est plus concentrée ; si l'on compare des plantes de même espèce, elles atteignent leur maximum dans l'eau distillée ; Nobbe paraît avoir trouvé ces données bien fondées. J'ai montré<sup>1</sup> que, dans un même sol, la forme habituelle du système racinaire se modifie suivant la quantité de principes nutritifs que les racines rencontrent à différentes places. Il cultiva des plantes de maïs dans des vases cylindriques remplis d'un sol peu fertile et uniforme. Avant de placer la terre dans les vases, il en mélangea une partie avec différents sels (phosphate de chaux, sulfate de magnésie, potasse, silicate de soude ou phosphate de potasse, nitrate de chaux, sulfate d'ammoniaque) assez intimement pour être sûr qu'une partie des bases et des acides seraient retenue par les forces d'absorption du sol. Cette terre préparée était placée dans le vase de manière à former une couche au fond ou au milieu, un cylindre axile ou enveloppant ; le reste de l'espace était rempli de terre non préparée. A la fin de la végétation, les racines avaient pénétré dans tout le sol, mais les ramifications étaient beaucoup plus abondantes dans les parties riches en principes nutritifs. Nobbe décrit ce phénomène comme une « stimulation chimique directe » (directer chemischer Reiz) exercée de l'extérieur par les principes nutritifs sur la formation des racines latérales. — M. le docteur Thiel a cultivé, dans un cylindre de verre de 2 pieds de hauteur et 8 pouces de diamètre, des plantes de maïs dont les racines devaient traverser d'abord de la bonne terre, puis du sable, puis de la bonne terre. Dans les couches n<sup>o</sup> 1 et 3, la ramification était très-riche ; dans la couche de sable, les racines n'avaient produit que des filaments minces et peu nombreux. Le même observateur, en arrachant soigneusement différentes plantes de culture, montra, en 1864, que les racines étaient beaucoup plus abondantes, la ramification plus riche, dans la croûte brisée du sol que dans le sous-sol argileux, solide mais cependant fertile ; ce dernier n'était traversé que par des filaments minces et peu ramifiés.

### § 52 b. Un sol renfermant des parties calcaires argileuses et de

<sup>1</sup> Landw. Versuchsstat., 1862, cah. XI, 217.

l'humus a la propriété d'absorber, dans les solutions aqueuses de principes nutritifs, une certaine proportion d'acides et de bases : acide phosphorique et silicique, potasse et ammoniaque, et de les retenir de telle façon que de l'eau distillée filtrant à travers ce sol ne les dissout pas. Suivant la nature du sol et de l'élément qu'on considère, cette absorption peut se faire de deux manières : 1° les acides ou les bases se combinent chimiquement avec les parties constitutives du sol ; 2° les forces moléculaires seules retiennent à la surface de la particule de terre les molécules dissoutes sans les décomposer. L'état de nos connaissances ne nous permet pas de déterminer laquelle de ces deux méthodes se trouve appliquée dans un cas donné ; probablement que, le plus souvent, elles se trouvent combinées. Nous ne voulons pas soulever la question, importante au point de vue pratique, de savoir si, dans certains cas, à côté des éléments absorbés, il peut s'en trouver d'autres dissous dans l'eau, en assez grande quantité pour suffire au besoin de la plante ; il est possible que certains sels échappent ordinairement aux forces d'absorption du sol, et se rencontrent dissous dans les enveloppes aqueuses d'où les racines peuvent les tirer. Nous ne voulons nous occuper que du fait important pour la théorie que, dans beaucoup de cas (faciles à reproduire artificiellement), des principes absolument indispensables aux plantes sont retenus dans le sol par des forces qui défient le pouvoir dissolvant de l'eau infiltrée. De quelque nature que soient ces forces, les racines qui croissent dans un sol pareil doivent les surmonter pour se procurer les éléments nécessaires et les absorber malgré leur insolubilité dans l'eau qui se trouve dans leur voisinage. Sans vouloir entreprendre de résoudre le difficile problème de physique moléculaire qui se présente ici, nous pouvons, pour nous représenter les choses plus clairement, supposer le cas général suivant : une partie des principes nutritifs se trouve véritablement dissoute dans l'enveloppe aqueuse des particules du sol, mais en même temps est soumise à l'attraction de ces dernières, de manière à ne pouvoir être emmenée par l'eau courante ; une seconde partie des principes nutritifs recouvre, comme une couche solide excessivement mince, la surface des particules terreuses, qui les retiennent assez fortement pour les empêcher de se dissoudre dans l'eau ambiante ; enfin, la troisième partie des principes nutritifs se présente sous la forme de grains, de fragments cristallisés ou d'agréations un peu plus considérables constituant les parties sablonneuses du sol ; les molécules de ces derniers principes sont maintenues par les

forces de cristallisation que la racine doit surmonter avant de les absorber. Si nous nous demandons maintenant quelles forces la racine peut mettre en action pour surmonter celles qui retiennent les principes nutritifs, nous trouverons les réponses suivantes :

1° Les forces ordinaires de diffusion <sup>1</sup> suffiront pour l'absorption des principes qui sont dissous dans l'enveloppe aqueuse des particules solides (§ 50); seulement elles devront se manifester avec assez d'intensité pour surmonter l'attraction des particules solides pour l'eau et les substances dissoutes. Ces molécules dissoutes seront, comme l'eau elle-même, absorbées d'abord dans les points où elles touchent le poil radicaire; l'équilibre moléculaire ainsi détruit se trouve rétabli par suite d'un mouvement de l'eau et des substances dissoutes dès les points plus éloignés, vers le lieu d'absorption; on peut se représenter, en examinant notre fig. 16, que, lorsque la plante n'absorbe pas d'eau (ne transpire pas), les couches aqueuses restent à l'état de repos, tandis que les molécules qui y sont dissoutes se dirigent vers le poil radicaire. Supposons, par exemple, que, dans toutes les enveloppes aqueuses (fig. 16), un certain nombre de molécules de gypse sont dissoutes; elles peuvent pénétrer, par exemple, dans la membrane du poil *h h*; l'équilibre moléculaire de la solution sera détruit en  $\alpha$ ; l'eau d' $\alpha$  reprendra immédiatement quelques molécules de gypse à  $\beta$ , celui-ci à  $\gamma$ , etc.; ainsi se développe un courant de diffusion des molécules de gypse à travers les sphères aqueuses elles-mêmes immobiles.

2° Mais s'agit-il d'absorber les molécules de substances qui recouvrent d'une mince couche solide la surface des particules du sol, les forces de diffusion ordinaires ne suffiront plus pour les faire pénétrer dans l'intérieur des poils. Mais il est possible que le poil radicaire de la fig. 16 exhale constamment de l'acide carbonique qui, non-seulement remplit à l'état gazeux les interstices (laissés en blanc dans la figure), mais encore se dissout dans l'eau qui enveloppe les fragments de terre; cet acide carbonique peut atteindre certaines substances avec lesquelles il arrive ainsi en contact, et qui

<sup>1</sup> Si notre fig. 16 représentait un sol renfermant de l'humus, on n'aurait qu'à imaginer que les fragments N, S, T, z,  $\delta$ , etc., sont autant de systèmes poreux dans lesquels l'eau et les substances dissoutes pénètrent par imbibition comme dans la membrane cellulaire. Pour simplifier je n'ai pas esquissé ce cas dans le texte, parce qu'à un point de vue général on le déduit facilement des rapports que j'ai indiqués et des lois de diffusion, et que la science n'est pas assez avancée pour analyser les cas spéciaux au point de vue théorique.

n'étaient auparavant pas solubles dans l'eau. Si, par exemple, le fragment *S* est recouvert d'une couche mince de phosphate de chaux (ou est tout entier formé de cette substance), l'acide carbonique de l'eau  $\alpha\beta$  rendra ce sel soluble; ses molécules se répandront dans l'eau  $\alpha\beta$ , et seront absorbées en  $\alpha$ ; la même chose pourrait arriver pour le fragment de sol *T*. Un autre mode d'absorption est possible et, sans aucun doute, joue aussi un rôle. Les particules de sol *S* et *Z* sont intimement soudées avec le poil radiculaire. Lorsque l'utricule cellulaire commença à sortir de l'épiderme  $\epsilon$  et à se frayer un chemin à travers les interstices du sol, la membrane, encore à l'état de développement, s'appliqua contre le fragment *Z*, si intimement qu'elle pénétrait dans toutes ses inégalités, et arriva à être pour ainsi dire en contact parfait avec lui<sup>1</sup>; plus tard, la même chose arriva en *S*. L'union de ces fragments du sol avec la membrane est si intime qu'on ne peut les en séparer sans la déchirer. Si, comme c'est le cas ordinaire, la membrane du poil est baignée par un acide, celui-ci s'étendra en une couche très-mince sur sa surface extérieure, et pourra ainsi agir immédiatement sur les molécules des fragments terreux; si une mince couche de molécules absorbées recouvre la surface de ces derniers, elles se dissoudront dans l'acide; grâce aux forces d'imbibition de la membrane, elles y pénétreront pour rétablir l'équilibre moléculaire, et passeront de là dans le contenu de la cellule. Quelque chose d'analogue pourra se passer sur le fragment *N*, qui n'est pas intimement uni à la membrane, mais en est cependant si près que la couche liquide qui recouvre celle-ci touche sa superficie (Liebig, voyez plus bas).

3<sup>o</sup> Les phénomènes que nous venons d'étudier suffisent pour expliquer la dissolution de beaucoup de principes non-seulement absorbés, mais même cristallisés, et les faire entrer dans le courant moléculaire qui se dirige vers la membrane du poil radiculaire. Si, par exemple, *Z* (fig. 16) se trouvait être un cristal de phosphate de chaux ou de dolomite, les acides qui baignent la membrane le dissoudraient aux points de contact et surmonteraient les forces de cristallisation.

Il est facile de concevoir que différents poils radiculaires peuvent absorber dans le sol différents principes; l'utricule *h h* peut, par exemple, rencontrer en *Z* de la chaux ou de la chaux et de la ma-

<sup>1</sup> Il faut entendre ici contact dans le sens populaire de ce mot; au point de vue atomique, que nous laissons tout à fait de côté, il n'y a point contact.

gnésie; un autre poil,  $h'$ , peut trouver dans son voisinage de l'acide phosphorique et du phosphate de chaux; mais si en  $S$  se trouve un morceau de gypse, tout le système de couches aqueuses en renfermera bientôt, et si en  $T$  est un fragment de nitrate de chaux, il ne tardera pas non plus à se répandre dans toutes les différentes couches d'eau; ces deux sels seront donc absorbés à la fois par les poils radiculaires  $h$   $h$  et  $h'$

L'exposé que renferme le paragraphe précédent repose sur six points : 1° les recherches sur les forces d'absorption du sol; 2° la théorie de Liebig sur l'état des principes nutritifs fixés dans le sol; 3° les expériences de végétation dans un sol qui absorbe des principes nutritifs, faites par Nægeli et Zöller et par Stohmann; 4° les résultats que j'ai obtenus concernant la corrosion de certaines pierres par les racines; 5° le fait énoncé par Zöller qu'une membrane en contact, d'un côté avec un dissolvant et de l'autre avec un corps solide, dissout ce dernier et lui fait traverser ses tissus; 6° l'union intime des poils radiculaires avec le sol.

1) Après ce que j'ai dit plus haut, je n'ai pas besoin de m'étendre davantage sur la théorie des forces d'absorption du sol; parmi les ouvrages un peu anciens sur ce sujet, les plus importants sont les suivants : Huxtable et Thompson ont découvert cette propriété en 1848; Way l'a étudiée le premier à fond (*Journal of the royal agricultural Society of London*, 1850); mais des vues vraiment exactes se trouvent dans les travaux d'Henneberg et Stohmann (*Journal für Landwirtschaft*, 1859); Liebig (*Ann. der Chemie und Pharmacie*, vol. CV, p. 109); Brustlein (*Boussingault. Agronomie. Chimie agricole*, etc. 1860, II, p. 132); E. Peters (*Land. Versuchsstat.*, II, p. 113); Eichhorn (*Landwirtschaftliche Mittheilungen aus Poppelsdorf*. 1858); S.-W. Johnson (*Journal of sciences and arts*, 1859, vol. XXVII, Connecticut, etc., etc.

2) J. von Liebig a essayé le premier de ramener à une théorie les rapports créés par les forces d'absorption du sol; j'ai d'autant plus de raisons de m'étendre sur ce sujet que, dans le paragraphe précédent, je me suis parfois appuyé de ses opinions, et parfois je m'en suis écarté. Je prends dans les « *Naturgesetze des Feldbaues*, » 1865, pages 68 et suivantes de Liebig, ce qui se rapporte à la théorie générale de ces phénomènes. Il compare la propriété de la surface du sol d'enlever à leur solution les principes nutritifs les plus importants pour les plantes (qu'ils se présentent dans l'eau pure ou dans celle qui est saturée d'acide carbonique) au pouvoir que possède le charbon d'attirer les matières colorantes, les sels ou les gaz contenus dans beaucoup de solutions. « Ce pouvoir du charbon repose sur une attraction particulière, et les substances soustraites à la solution tiennent à sa surface comme la matière colorante sur les fils des tissus teints. » — « Les substances absorbées par le charbon conservent toutes leurs propriétés chimiques; elles restent ce qu'elles sont; seulement elles ont perdu leur solubilité dans l'eau, et des agents qui n'augmentent que très-faiblement l'affinité de l'eau pour elles suffisent pour les arracher de nouveau à la surface du charbon. En ajoutant quelques

gouttes d'alcali à l'eau, on peut enlever au charbon les principes colorants, et, au moyen de l'alcool, la quinine ou la strychnine qu'il a absorbées dans une solution. » — « Le sol se conduit, sous tous les rapports, comme le charbon. Du purin pur et fortement odorant filtré à travers de la terre de champ en ressort incolore et inodore. Il ne perd pas seulement sa couleur et son parfum ; l'ammoniaque, la potasse, l'acide phosphorique qui y sont dissous sont également retenus par la terre comme par le charbon plus ou moins complètement, suivant leurs proportions, mais toujours en assez grande quantité. » Ce pouvoir absorbant de la terre de champ pour la potasse, l'ammoniaque et l'acide phosphorique n'a rien à faire, suivant Liebig, avec sa composition chimique ; un sol pauvre en chaux, riche en argile, le possède au même degré qu'un sol riche en chaux et pauvre en argile ; les substances se rapprochant de l'humus jouent aussi un rôle important ; en un mot, suivant Liebig, toutes les parties constituantes du sol prennent part à l'absorption lorsqu'elles possèdent des qualités particulières, analogues à celles du charbon. — « La terre cultivable, considérée comme le résidu de roches de différentes sortes tombées en poussière, se comporte vis-à-vis de l'absorption des substances inorganiques dissoutes comme le résidu des filaments ligneux transformés par la chaleur vis-à-vis de l'absorption des substances organiques dissoutes. »

La terre cultivable peut, dans une solution de carbonate de potasse et d'ammoniaque, ou dans une solution de phosphate de chaux, dans l'eau saturée d'acide carbonique, la potasse peut, dis-je, absorber l'ammoniaque et l'acide phosphorique, sans qu'aucun échange ait lieu avec les parties constitutives du sol. « En cela, » dit Liebig, « l'action de la terre est tout à fait semblable à celle du charbon, mais elle va encore plus loin. » Lorsque la potasse et l'ammoniaque se trouvent combinés à un acide minéral, même fort énergique, leur combinaison est détruite et la potasse absorbée par le sol comme si de rien n'était. En ce point, la terre de champ se rapproche du charbon d'os qui, grâce à ce qu'il contient des phosphates de terres alcalines, décompose des sels sur lesquels le charbon ordinaire reste sans effet ; les combinaisons de chaux et de magnésie qu'elle renferme jouent évidemment un rôle dans son pouvoir décomposant. Après avoir exposé l'action simultanée de l'affinité chimique et de l'attraction moléculaire dans le sol, propriétés qui rendent ces phénomènes possibles, Liebig indique comment un sel rendu soluble par un agent quelconque se répand dans le sol ; saturant d'abord par absorption les parties qui se trouvent les plus rapprochées de son point de départ et s'étendant ensuite sur un cercle toujours plus vaste. « Toute terre cultivable doit, d'après cela (§ 73), contenir la potasse, l'acide silicique et l'acide phosphorique sous deux formes, c'est-à-dire à l'état de combinaisons chimiques et physiques ; dans l'un de ces états, ces corps sont uniformément répandus à la surface des molécules de terre poreuses ; dans l'autre, ils sont inégalement répartis sous la forme de granules de phosphorite ou d'apatite, ou de cailloux feldspathiques. » Les racines, partout où elles arrivent au contact des fragments de terre (p. 74), rencontrent les principes nutritifs qui leur sont nécessaires à l'état de combinaison physique, « répartis et préparés comme s'ils étaient dissous dans l'eau ; ils sont retenus par une force si peu énergique, que l'influence la plus faible suffit pour les dissoudre et les rendre aptes à

passer dans la plante ; » et page 75 : « Le pouvoir nutritif d'un sol est en rapport exact avec la quantité de principes qu'il contient à l'état de combinaison physique. » Les substances non absorbées, comme les cailloux, sont, suivant Liebig, la source qui fournit incessamment, sous l'influence d'agents chimiques et dissolvants, des éléments qui viennent remplacer à la surface des molécules terreuses ceux que les plantes ont enlevés. L'absorption de l'acide silicique par les restes animaux et végétaux de l'humus étant comparativement faible, cette substance sera d'autant moins retenue dans le sol, que celui-ci contiendra plus de ces restes organiques. — Quant à la façon dont les racines retirent du sol les principes absorbés, Liebig (sauf malentendu) suppose, p. 116, qu'elles tirent leur nourriture immédiatement de la couche terrestre qui se trouve le plus près d'elles, c'est-à-dire qui est en contact avec leur partie vivante ; il admet que « *les racines des plantes reçoivent leur nourriture de la mince couche d'eau qui est maintenue par attraction capillaire en contact intime avec la terre et la superficie de la racine, et non pas de couches d'eau plus éloignées ; entre la surface de la racine, la couche d'eau et la particule de terre a lieu un échange constant ; les principes nutritifs qui se trouvent à la surface de la particule de terre, à un état de division très-parfait, entrent, par l'intermédiaire d'une couche d'eau très-mince, en contact avec le liquide de la membrane poreuse et absorbante de la cellule ; ils se dissolvent dans les pores mêmes, et de là sont emmenés.* » Pour éviter toute apparence de contradiction entre ce qui précède et la donnée suivante de Liebig, il faut se rappeler que le chlorure de sodium et différents sels de chaux et de magnésie ne sont que faiblement retenus par le sol ; dans la phrase que je viens de citer, l'expression : principes nutritifs ne peut s'appliquer qu'à ceux qui sont parfaitement absorbés (ammoniaque, potasse, acide phosphorique) ; on trouve, en particulier, p. 109 : « Les eaux qui se meuvent dans la terre contiennent du chlorure de sodium, de la chaux et de la magnésie, les deux derniers en partie comme carbonates et en partie combinés avec des acides minéraux ; la plante, sans aucun doute, absorbe ces principes dans ces solutions. » Lorsque plus loin on trouve : « La même chose doit s'appliquer à la potasse, à l'ammoniaque et aux phosphates dissous ; seulement l'eau qui circule dans un sol normal ou ne contient aucun de ces trois éléments, ou les contient en quantité très-inférieure aux besoins de la plante, » il ne faut pas y voir une contradiction avec ce qui précède ; il suffit de se rappeler que, dans un sol saturé par absorption des principes mentionnés, on peut très-bien en rencontrer une solution qui adhère comme telle aux particules terreuses, et forme les enveloppes liquides de la fig. 16. La dernière partie de la phrase citée repose vraisemblablement sur l'idée que les forces d'absorption du sol ne sont pas en état d'enlever à l'eau les dernières traces de substances qu'elle contient ; c'est du moins ainsi que je crois devoir l'expliquer, et cela par les raisons suivantes : Lorsqu'une solution contient de la potasse ou de l'acide phosphorique, les molécules de ces substances sont retenues par celles de l'eau ; cette solution arrive-t-elle au contact d'un fragment terreux absorbant, celui-ci ne fonctionnera véritablement que jusqu'à ce que l'équilibre moléculaire soit rétabli entre l'eau, la substance et la terre ; dans des circonstances pareilles, il se peut fort bien qu'une partie du sel

absorbable reste dissoute dans l'enveloppe aqueuse; cette manière de voir se trouve appuyée par l'observation de Peters, qu'une partie de la potasse absorbée par une particule de terre lui est de nouveau enlevée par une grande quantité d'eau; Brustlein et Peters<sup>1</sup> ont aussi remarqué que la potasse et l'ammoniaque ne sont pas absorbés par la terre en totalité, même dans des solutions très-diluées et lorsque la terre est encore loin d'être saturée. De ces différents faits je crois bien pouvoir conclure que, malgré les forces d'absorption du sol, de petites quantités d'acide phosphorique, de potasse et d'ammoniaque peuvent rester dissoutes dans les interstices, mais ne suffisent pas, à beaucoup près, pour satisfaire aux besoins de la plante. Enfin, je citerai encore ce passage de Liebig (l. c., p. 109) important pour nous : « Si nous nous représentons la terre poreuse comme un système de tubes capillaires, la qualité qui la rend appropriée à la croissance des plantes est évidemment que les plus petits espaces capillaires sont remplis d'eau, les plus grands d'air (comme dans notre fig. 16), et que l'accès de l'air est possible partout. Les filaments absorbants des racines se trouvent dans le contact le plus intime avec ce sol humide et perméable à l'atmosphère; on peut se représenter un espace capillaire dont une paroi est formée par la surface extérieure de la racine, l'autre par la particule de terre; la liaison est établie par une couche d'eau très-mince. Cet arrangement est également favorable à l'absorption de principes nutritifs fixes et gazeux. Si l'on arrache délicatement pendant un jour sec une plante de blé ou d'orge, chaque filament racinaire est entouré d'un cylindre de particules terreuses comme d'une fourre; c'est de là que la plante tire son acide phosphorique, sa potasse, son acide silicique, etc., et même l'ammoniaque; le passage de ce dernier élément est rendu possible par la présence de la mince couche d'eau, dont les parties ne changent de place que par l'attraction des racines. »

Les fig. 17, 18 et 19 serviront à donner une idée claire de cette enveloppe terreuse des racines, sur laquelle Liebig a insisté à bon droit. La fig. 17 représente un germe de *Sinapis alba*, qui a crû dans du sable blanc : *A* est la plante telle qu'on l'obtient lorsque, après avoir renversé le vase, on ne secoue le sable humide que doucement; le sable enveloppe la racine à l'exception du sommet qui s'allonge; *B* nous montre la même plante après qu'on en a éloigné le sable en la secouant dans l'eau; la racine est couverte de milliers de poils radiculaires, qui d'abord retenant les grains de sable avec une partie desquels ils étaient intimement liés; beaucoup n'ont pas pu être écartés sans déchirure.

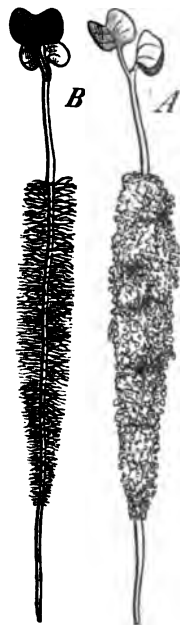


Fig. 17.

<sup>1</sup> Peters, Landw. Versuchsstat., cah. V, 122.



La fig. 18 représente un germe de *Triticum vulgare* qui a crû en pot dans de la terre de jardin. Le pot fut renversé et les racines secouées



Fig. 18.



Fig. 19.

fortement pour éloigner la terre qui n'était pas retenue par les poils radiculaires. Les cinq racines sont, depuis leur origine jusque tout près de leur sommet organique, recouvertes de particules de terre et d'humus, la partie qui s'allonge *w w* seule en est exempte parce qu'elle ne porte pas encore de poils, déjà très-abondants sur les parties plus âgées. L'épaisseur de la couche terreuse correspond assez exactement à la longueur des poils radiculaires. (*S* enveloppe de la graine, *b* cotylédon.)

La fig. 19 représente une plante de la même espèce, ayant crû dans le

même sol, mais plus âgée de quatre semaines que la précédente (*S* testa vide de la graine, *b* base de la tige). La plante a été également arrachée du sol un peu humide, et secouée. La terre se détache des parties supérieures des racines *e e e*, sur lesquelles elle restait auparavant attachée (fig. 18 *e e*). La cause en est simplement, ainsi que le montre un examen attentif, que les poils radiculaires de ces parties plus âgées sont morts, fanés, et même en partie décomposés. Cette portion de la racine a cessé d'absorber; sa surface est devenue brune; la même chose est déjà arrivée aux nombreuses racines secondaires *n n* qu'elle porte<sup>1</sup>. L'ancien sommet s'est développé, il a pénétré dans des couches plus profondes du sol; ces portions plus jeunes de la racine portent encore des poils bien vivants qui s'unissent intimement aux particules de terre; et celles-ci forment les enveloppes *e' e' e'*; le sommet actuel *w w* est encore nu, sans poils et ne retient par conséquent pas la terre. Ainsi pendant ces quatre semaines, les portions absorbantes de nos racines de blé sont en quelque sorte descendues d'un étage; auparavant c'était la région supérieure du sol en *e e* (fig. 18) qui fournissait la nourriture; maintenant ce sont les couches profondes *e' e' e'* (fig. 19) que les racines dépouillent. Cet arrangement est fréquent et montre que les plantes tirent constamment leurs principes nutritifs de nouvelles régions du sol. Les principes véritablement absorbés par le sol ne peuvent pas, ou très-difficilement, pénétrer dans les racines, mais cela est inutile; celles-ci parcourent le sol dans toutes les directions et trouvent tantôt ici, tantôt là, ce dont elles ont besoin. Lorsqu'une portion de racine est restée pendant longtemps en contact avec son enveloppe terreuse, elle lui enlève tout ce qu'elle pouvait donner, celle-ci ne sert donc plus à rien; mais pendant ce temps, les jeunes racines ont crû et se sont attachées à des parties du sol contenant encore des principes nutritifs.

La façon dont les poils radiculaires s'unissent aux particules du sol offre beaucoup d'analogie dans des plantes de différentes classes; on peut déjà s'en convaincre d'après les quelques exemples qui sont représentés dans la fig. 20 (p. 206) avec un grossissement de 800 diamètres; il n'y a là que la moitié ou le tiers le plus rapproché du sommet. *A* poils radiculaires d'un germe de *Triticum vulgare*; *B* d'*Avena sativa* (tous deux ont crû dans un sol argileux); *C* d'une *Selaginella* (terre et humus), et *D* d'un *Trifolium pratense* (argile). Le protoplasma très-abondant et formant une couche épaisse à l'intérieur de l'utricule, n'a pas été représenté dans ces figures. (Le *Triticum vulgare* a les *nuclei* très-allongés.) Ordinairement c'est le sommet du poil qui se trouve uni avec une ou plusieurs particules de terre; un long espace est souvent couvert de fragments paraissant très-petits, même à 800 diamètres; il n'est point rare de rencontrer sur le même poil, dans les parties médianes, encore 2 à 5 (et plus) points de soudure. Souvent des petits morceaux se trouvent enveloppés dans le poil, comme un corps fixé contre un arbre est peu à peu enfermé dans le bois; chez l'*Avena*, les poils prennent quelquefois la forme de vésicules aux points de soudure. Je propose d'appeler *suçoirs* ces points

<sup>1</sup> Ceux qui ne sont pas botanistes doivent bien remarquer que ces petites racines latérales, n'ont aucun rapport avec les poils radiculaires.

de soudure des poils radiculaires, comme on l'a fait pour les organes d'absorption des parasites.

Sur tous les poils radiculaires que j'ai examinés, j'ai retrouvé une par-

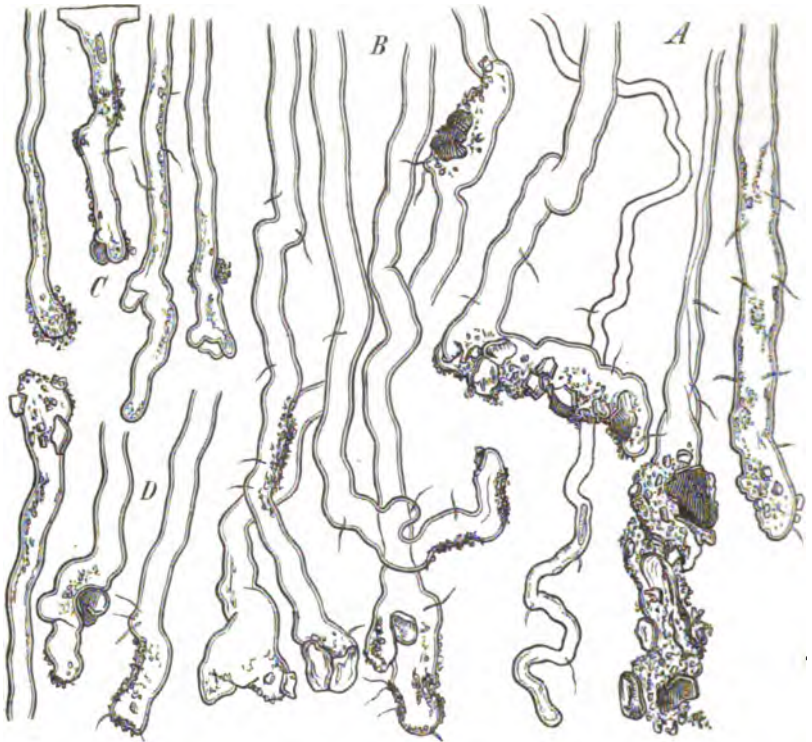


Fig. 20.

ticularité de structure qui avait jusqu'à présent échappé à l'observation : je veux parler des fils excessivement fins qui sont disposés à la surface de la membrane cellulaire ; ils sont si minces qu'il est impossible de rien dire de leur structure ; ils rappellent les cils flagelliformes des zoospores. et jouent peut-être un rôle dans l'absorption. — Avec l'âge, la turgescence du poil diminue ; il se raplatit ; sa cavité se rétrécit de plus en plus ; sa substance devient toujours plus facile à déchirer, en sorte qu'il reste le plus souvent attaché au sol. Mais les poils, même pleins de vie. s'arrachent aussi très-facilement lorsqu'ils sont soudés à des particules de sol un peu grosses, et on en rencontre très-souvent des séparés lorsqu'on en a secoué les racines dans l'eau, ou qu'on les a nettoyées avec un pinceau très-doux. — J'ai trouvé partout la membrane des poils très-mince, colorée en brun chez le *Phaseolus* et la *Vicia Faba*, ailleurs incolore<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Je n'ai malheureusement pas pu me procurer l'ouvrage de Carradori ; je ne l'ai vu qu'une fois, et ses planches, s'il m'en souvient bien, représentaient les poils radiculaires autrement que moi.

3) Les expériences sur le passage dans les plantes de principes absorbés par le sol ont été faites par Nægeli et Zöller en 1841<sup>1</sup> sur des haricots nains, et par Stohmann sur du maïs. Pour le haricot, j'ai montré, en 1861. qu'il peut tirer tous ses principes nutritifs d'une solution, reproduire jusqu'à 60 fois le poids de sa graine, parcourir tout le cycle de ses métamorphoses et donner des graines fertiles ; pour le maïs, on a souvent constaté des exemples de végétation très-riche dans des solutions aqueuses. Nous avons ainsi deux plantes appartenant à deux familles très-différentes de phanérogames, dont les racines sont en état d'absorber les principes nutritifs dans l'eau, ou de les soustraire aux forces du sol.

Dans les expériences de Nægeli et de Zöller, de la poudre de tourbe et de la terre de jardin furent mêlées avec autant de principes nutritifs qu'elles en pouvaient retenir par absorption. Il faut, dans ce qui va suivre, entendre par tourbe saturée celle qui ne renferme qu'un cinquième de la potasse ou un tiers de l'ammoniaque qu'elle pouvait contenir, grâce à ses forces d'absorption déterminées auparavant ; les haricots ne se développaient pas dans la tourbe vraiment saturée. On employa pour 9 litres de tourbe :

13,05	gr.	de potasse.
1,845	»	de soude.
3,700	»	d'acide phosphorique.
11,043	»	d'ammoniaque.

Ces substances furent mêlées à la tourbe dans les combinaisons suivantes :

15	gr.	de phosphate d'ammoniaque.
11	»	de carbonate d'ammoniaque.
19	»	de carbonate de potasse.
3	»	de carbonate de soude.

Ces combinaisons furent broyées avec la poudre de tourbe et mélangées le mieux possible. La tourbe, saturée à moitié ou au quart, était produite par le mélange de tourbe saturée avec 1 ou 3 volumes de tourbe brute. — Dans chaque pot de la contenance de 8  $\frac{1}{2}$  litres, furent placés 5 haricots ; les résultats furent les suivants :

	1. Vase saturé.	2. Vase $\frac{1}{2}$ saturé.	3. Vase $\frac{1}{4}$ saturé.	4. Vase tourbe brute.
Semé. . .	4,055 gr.	4,087 gr.	3,88 gr.	3,965 gr.
Récolté <sup>2</sup> .	223,014 »	156,792 »	117,719 »	20,418 »

Dans de la terre de jardin ordinaire, 3,962 gr. semés donnèrent 59,3 gr. de semence de haricot ; dans de la terre saturée, 3,908 gr. en donnèrent 89,9.

<sup>1</sup> Landw. Versuchstat., cahier XIII, 40. Plus tard ces expériences ont été refaites sur du trèfle, du lupin, de l'orge, des betteraves et du tabac. Voy. Ann. der Chemie und Pharmacie, Band CXXI, 830.

<sup>2</sup> Racines, tiges, feuilles, légumes, graines. Pour les expériences destinées à démontrer si les solutions qui se trouvent dans le sol suffisent à nourrir la plante, voy. l. c., p. 44.

Stohmann<sup>1</sup> plaça une assez grande quantité de tourbe dans une cuve renfermant de la terre brisée, et l'arrosa avec de l'eau de fumier. Cette tourbe qu'il appelle saturée fut ensuite lavée, pendant trois semaines, avec de grandes masses d'eau pour emmener tout ce qui était soluble. Deux vases de 40 cent. de diamètre et de même hauteur furent remplis de tourbe saturée. Deux autres, de 30 cent. de diamètre, reçurent un mélange mi-partie de tourbe saturée et mi-partie de tourbe brute ( $\frac{1}{2}$  saturée). Deux autres de même grandeur reçurent 1 de tourbe saturée pour 3 de brute ( $\frac{1}{4}$  saturée); enfin, deux autres furent remplis de tourbe brute. Le 16 mai, et dans chaque pot, furent placées 5 graines de maïs à égale distance les unes des autres; le sol fut arrosé chaque jour avec de l'eau distillée. Dans la tourbe brute, les plantes restèrent petites et moururent bientôt; dans la tourbe saturée, elles atteignirent 2 mètres de hauteur, et produisirent 8 épis chargés de graines mures; dans celle à demi saturée, il n'y eut que 2 épis fécondés; dans la tourbe  $\frac{1}{4}$  saturée, les plantes avaient 1,5<sup>m</sup> de hauteur et ne donnèrent qu'un épi avec 5 graines. Dans les premiers jours d'octobre on récolta; les plantes desséchées à l'air donnèrent, sans les racines, les poids suivants :

## 1. Tourbe saturée.

Tiges, feuilles, etc. . . . .	650	gr.
Graines. . . . .	153	»
Epis. . . . .	33	»
	836	»

2. Tourbe  $\frac{1}{2}$  saturée.

Tiges, feuilles, etc. . . . .	350	»
Graines. . . . .	15,5	»
Epis. . . . .	2,5	»
	368	»

3. Tourbe  $\frac{1}{4}$  saturée.

Tiges, feuilles, etc. . . . .	250	»
Graines. . . . .	1,5	»
Epis. . . . .	0,5	»
	252	»

## 4. Tourbe brute.

	17,5	»
--	------	---

§ 53. Liebig a déjà mentionné la corrosion des pierres au moyen des racines qui les touchent, à propos de morceaux de calcaire marqués « d'empreintes de racines. » J'ai montré en 1859 que des racines de maïs rongent en peu de temps la surface de plaques de marbre polies, et y laissent une trace de leur parcours. De nouvelles expériences faites dans l'été de 1864 ont confirmé le pre-

<sup>1</sup> Agronomische Zeitung, 1864, p. 343.

mier résultat et ont montré que les racines de différentes plantes sont en état d'attaquer en très-peu de jours la surface polie de morceaux de dolomite, de magnésite, d'ostéolithes, et d'y laisser une empreinte plus ou moins nette. La première fois que j'ai traité ce sujet (Bot. Zeitg., 1860, p. 118-119), j'ai fait remarquer que la dissolution du carbonate de chaux cristallin était peut-être due à l'exhalation d'acide carbonique par les racines; cependant la limite nette des empreintes sur les surfaces polies rendait cette explication invraisemblable, parce que l'acide carbonique doit se répandre librement dans le sol et attaquerait aussi les parties les plus éloignées des racines. « Une autre explication est tout au moins admissible, » disais-je, « la sève des plantes est presque toujours acide, surtout dans les racines; lorsqu'une portion de la surface d'une racine s'applique fortement contre une plaque de marbre, une couche très-mince du liquide acide qui imbibe les parois des cellules peut arriver en contact avec elle et la ronger<sup>1</sup>. Cette théorie ne suppose point d'excrétion des racines; on ne peut pas en constater sur celles qui croissent dans l'eau distillée, et il n'est point nécessaire d'en admettre pour expliquer ce phénomène<sup>2</sup>. »

Les expériences entreprises par Zöller à l'instigation de Nægeli ont montré que mon explication peut être prouvée expérimentalement. Il construisit un appareil très-simple, où une vessie animale joue le rôle de la membrane de la racine<sup>3</sup>; d'un côté se trouve du phosphate de chaux, du phosphate ammoniaco-magnésien, de la terre avec de la potasse absorbée; ces substances se dissolvent au contact du liquide acide qui baigne la membrane, et traversent celle-ci (c'est-à-dire pénètrent dans l'intérieur de la cellule artificielle). Rien ne nous empêche de penser que quelque chose d'analogue se passe sur les racines. L'acidité de la sève se reconnaît en pressant un morceau de racine entre deux feuilles de papier tournesol; cette expérience ne nous dit rien de l'état de la surface intacte, parce que, quelque délicatement qu'on ait agi, on a toujours déchiré beaucoup de poils radiculaires; la réaction peut provenir de la sève qui s'écoule par ces plaies. Le fait qu'une racine

<sup>1</sup> D'après Meyen (Physiol., II, 11), Moldenhawer aurait déjà attribué aux poils radiculaires, la sécrétion d'une sève qui servirait à dissoudre les principes nutritifs à absorber.

<sup>2</sup> L'idée que j'émettais aussi alors de la formation d'un acide par la décomposition de la racine, est inutile.

<sup>3</sup> Landw. Versuchsstat., 1863, cah. XIII, p. 45.

intacte et couverte de poils a ses membranes pénétrées d'un liquide organique, est démontré par l'expérience suivante : Si l'on fait germer une graine dans l'eau pure jusqu'à ce que la racine ait quelques pouces de longueur, et qu'on ajoute alors une solution d'hypermanganate de potasse, l'acide est réduit à la surface de la racine, qui se recouvre d'un précipité pulvérulent de manganèse; cela n'arrive pas sur l'épiderme intact de la tige ou des feuilles, parce que leur cuticule ne contient point de substance réductrice. Par contre, le précipité se forme sur toute surface entamée d'une plante; ici, comme dans bien d'autres cas, la surface intacte de la racine se comporte comme la coupe transversale de la tige <sup>1</sup>.

Mes expériences de 1864, que je n'ai pas encore publiées, ont été faites de la manière suivante : Des morceaux de différents minéraux étaient usés et polis le mieux possible d'un côté; cela n'est guère facile pour l'ostéolithe; cependant, en la frottant longtemps avec du papier, on peut en rendre la surface très-unie. Ces plaques étaient placées horizontalement dans des vases de grandeur convenable, la face préparée tournée en haut; elles étaient ensuite recouvertes de quelques pouces de sable quartzeux blanc, dans lequel furent semées plusieurs graines de la même espèce. Les racines, en poussant, rencontrèrent au bout de quelques jours la surface polie; elles se tournèrent de côté, et rampèrent dans différentes directions le long de la plaque, s'y appliquant fortement et produisant des racines secondaires qui en faisaient autant. Au bout de quelques jours ou de quelques semaines, les vases furent renversés, les plaques sorties du sable, lavées dans l'eau, desséchées, et les empreintes comparées avec les racines encore intactes; les résultats de ces expériences furent les suivants :

A. *Sur du marbre blanc.*

1) *Phaseolus multiflorus* : plaque de marbre carrée de 7,5 cent. de côté : graines semées dans le sable le 12 juin; l'expérience fut terminée le 24. lorsque les feuilles primordiales furent développées; on voit très-distinctement sur la surface polie du marbre, la trace de plusieurs racines et de leurs ramifications; les limites de ces empreintes sont nettes; elles sont, en moyenne, larges de  $\frac{1}{4}$  mm, et ressemblent à un trait légèrement marqué avec un burin à pointe large; on peut aussi les comparer aux traces laissées sur le verre par l'acide fluorhydrique; quelques-unes des empreintes sont entourées d'un espace mal déterminé, légèrement dépoli, dû évidemment au contact des poils radiculaires.

2) *Zea Mais* : grandeur de la plaque et durée de l'expérience comme dans le cas précédent; au bout des douze jours, les deux premières feuilles sont développées. La racine principale a laissé une trace très-nette et large de 0,5 mm; de droite et de gauche s'en détachent les images des ra-

<sup>1</sup> J. Sachs, « Keimung der Schminkbohne. » Sitzungsber. der kais. Acad. der Wiss. Wien, 1859, XXXVII, 115.

cines secondaires moins nettement accusées ; on remarque encore ici et là quelques traits sinueux (qui ont l'air d'avoir été produits en soufflant).

3) *Cucurbita Pepo* : même arrangement de l'expérience ; à la fin, les cotylédons foliacés étaient épanouis ; on remarque plusieurs lignes assez droites, longues de 4 à 7 cent. et larges de  $\frac{1}{4}$  à  $\frac{1}{3}$  mm ; par places, elles sont très-nettement marquées ; des empreintes de nombreuses racines latérales sont aussi visibles ; la trace des poils radiculaires est claire en plusieurs points.

4) *Triticum vulgare* : un disque de marbre de 23,5 cent. de diamètre fut placé dans un grand bocal et couvert de 4 pouces de sable, dans lequel plusieurs douzaines de grains de blé furent semés le 5 juillet. L'expérience dura jusqu'au onzième jour (16 juillet), lorsque la première feuille fut épanouie. Toute la surface polie était couverte de traits entrelacés, étroits, mais fort nets ; quelquefois deux à quatre sont pendant un temps parallèles, puis divergent ; on voit fréquemment la trace des poils radiculaires.

Dans toutes ces expériences, il fallait compter cinq ou six jours pour que les racines atteignent la plaque de marbre ; l'empreinte était donc produite en cinq ou six jours également ; du reste, elle doit être déjà visible au bout de peu d'heures, puisqu'on pouvait en poursuivre la trace presque jusqu'au point de végétation.

B. *Sur de la dolomite blanche* à cristaux granuleux ; deux morceaux grands comme la main furent polis sur une des faces.

5) *Phaseolus multiflorus* : expérience du 3 au 13 juillet ; les feuilles primordiales sont développées. La surface porte quatorze à quinze traits d'un demi-millimètre et plus de largeur ; la plupart sont nets et droits ; les poils radiculaires sont visibles par places, mais moins bien que sur le marbre.

6) *Trapæolum majus* : expérience du 13 au 28 juillet ; les feuilles primordiales étaient développées ; la surface porte huit à neuf empreintes de racines de 2 à 4 cent. de long et de  $\frac{1}{2}$  mm de large, plus ou moins profondément mais toujours nettement marquées ; les ramifications sont aussi très-bien visibles.

C. *Magnésite de Frankenstein*, d'un blanc pur, lourde et compacte, polie d'un côté.

7) *Cucurbita Pepo* : du 3 au 13 juillet, les cotylédons sont épanouis ; onze à douze empreintes sont visibles, mais moins nettement que dans les cas précédents ; la sève n'est pas restée limitée au point de contact de la racine ; elle a pénétré par diffusion dans la masse amorphe du minéral, et c'est ainsi que l'image a perdu de sa clarté.

D. *Ostéolithe* (apatite terrestre consistant surtout en phosphate tribasique de chaux), d'un blanc crayeux, compacte, amorphe ; polie le plus possible avec du papier.

8) *Phaseolus multiflorus* : du 26 juin au 13 juillet en faisant tomber la lumière obliquement sur la surface, on voit quatre lignes corrodées ; l'image, longue de quelques centimètres et large de 1 mm environ, est peu nettement limitée ; comme dans le cas précédent, il faut attribuer cela au poli imparfait et à la nature amorphe du minéral qui s'imbibe peu à peu d'eau, et dans les pores duquel la sève acide pénètre au lieu de rester localisée en un point.



E. *Gypse*. Des expériences antérieures faites sur des fragments de cristaux ne me donnèrent pas de résultat ; de même pour l'albâtre en 1864. Par contre, le gypse moulé, ainsi que je l'ai déjà montré en 1859, est intéressant. Des disques de cette substance sont préparés en versant la pâte demi-liquide sur des plaques de verre (dans des anneaux de papier) ; on obtient ainsi une surface unie d'un poli assez brillant. Les expériences sont faites, comme dans les cas précédents, avec le *Trapeolum majus* et le *Phaseolus multiflorus*. En examinant les disques au bout de six à huit semaines, on trouve le contraire de ce qu'on a observé sur le marbre ou sur la dolomite ; la surface du gypse est inégale et rongée dans tous les points que n'ont pas touchés les racines, tandis que ces derniers sont restés unis et brillants ; parfois, tout le cours des racines est accusé par des bourrelets assez saillants. L'explication en est facile ; l'eau répandue dans le sol dissout le gypse assez énergiquement, et le disperse de côtés et d'autres ; les racines protègent les places qu'elles recouvrent contre l'accès de l'eau, et leur surface n'est elle-même pas en état de dissoudre le sulfate de chaux.

F. Toutes les expériences faites sur des disques de verre sont demeurées jusqu'à présent sans aucun résultat.

Je mentionnerai encore les galets calcaires qui, suivant le professeur W. Schimper<sup>1</sup>, se rencontrent dans plusieurs lacs de la Suisse, et sont percés de trous nombreux et profonds qui leur donnent l'aspect d'éponges grossières ; ces excavations sont dues à l'influence d'une algue, l'*Euactis calcivora*, qui se fixe contre les pierres et les dissout en exhalant un acide (carbonique ?). La communication de C. Schimper à la Société des naturalistes à Giessen, sur des cailloux roulés calcaires, dont la surface est canaliculée, est trop incomplète pour qu'on puisse affirmer si vraiment cet effet est dû à la corrosion par les racines. Je ne suis également pas sûr que les empreintes que le professeur Schaaffhausen m'a montrées sur des crânes et des ossements fossiles soient, en effet, dues à des racines ; elles y ressemblent cependant beaucoup. Il est, par contre, hors de doute que les lichens qui végètent sur les rochers décomposent les parties qu'ils touchent par des exhalaisons d'acide carbonique, et peut-être par de la sève acide. D'après Göppert<sup>2</sup>, la pierre dure de Zobten est fort ramollie partout où elle est recouverte d'*Acarospora smaragdula*, d'*Imbricaria olivacea*, etc. Le granit, le mica-schiste, le gneiss, sont transformés en caolin par décomposition et solution d'une partie du feldspath sous les lichens ; entre les crampons des lichens, on retrouve donc seulement les fragments de mica et les grains de quartz ; l'*Imbricaria stygia*, *encausta*, *Sphaerophonon fragilis*, *Biatora polytropa*, etc., agissent de la même façon sur les roches nues de la montagne de Glatz.

§ 54. Pour les lichens ramifiés qui, comme les *Usnea*, *Ramalina calicaris*, etc., sont fixés sur l'écorce desséchée des arbres ou sur le bois mort par des parties très-étroites, et pour les racines aériennes des Orchidées et de beaucoup d'Aroïdées épiphytes, il

<sup>1</sup> Flora, 1864, p. 509.

<sup>2</sup> 37. Jahresber. der schles. Ges. für vaterl. Cultur. Breslau, 1859.

faut expliquer d'une manière particulière l'absorption des éléments des cendres, bien que ces plantes pussent tirer de petites quantités de sels des points où elles sont en contact avec le sol qui les supporte. Toute la surface des rameaux des lichens se recouvre, pendant les temps secs, de poussières atmosphériques; de petits fragments souvent microscopiques de substances organiques et inorganiques se fixent sur les plantes, et leur contact avec elles peut être tout aussi intime que celui des particules du sol avec les poils radiculaires. Lorsque la pluie arrive, ou que le lichen est mouillé par la rosée, ses tissus s'imbibent d'eau, et la sève qui traverse la membrane, arrive ainsi au contact des poussières; tout ce qui est soluble dans l'eau ou dans la sève se dissout dans la couche de liquide qui revêt la surface de la membrane, et passe ainsi dans l'intérieur des tissus. La même chose peut arriver pour les racines aériennes des Orchidées munies d'une enveloppe; les cellules de cette dernière peuvent fort bien, au lieu de sève, renfermer de l'air; leurs parois se pénètrent d'eau, dans laquelle arrive peut-être depuis l'intérieur la sève acide de la racine; en tous cas, l'air contenu dans les cellules du velamen sera toujours riche en acide carbonique. Les poussières rassemblées à la surface peuvent donc aussi se dissoudre, pénétrer par diffusion dans les parois des cellules de l'enveloppe, jusqu'à ce qu'elles rencontrent la sève des parties vivantes. Les Orchidées et Aroidées des pays tropicaux qui croissent sur les arbres, reçoivent aussi les substances qu'ont dissoutes les gouttes de pluie et de rosée en lavant les feuilles; cette eau pénètre, avec les nitrates et les combinaisons ammoniacales qu'elle contient en outre, toujours par les racines absorbantes.

Le contenu de ce paragraphe est beaucoup plutôt un essai d'explication de l'absorption des cendres par les plantes en question qu'une affirmation positive. Voyez Luca, « Cendres des Épiphytes » (Comptes rendus, 1861, p. 244); Uloth, « Ueber die Asche der Flechten » (Flora, 1861, n° 34).

§ 55. L'absorption de principes organiques par la surface d'une plante se rencontre surtout chez les germes qui se développent aux dépens d'un endosperme et chez les vrais parasites. Mais nous ne connaissons exactement aucune des phases de ce phénomène. Nous savons seulement que le contenu de l'endosperme pénètre par la surface absorbante du germe, qui n'est jamais soudé avec lui; de même, les suçoirs des parasites sans chlorophylle tirent certaines substances organiques du tissu de la plante qui les porte; la cause directe de ces phénomènes est évidemment la diffusion; mais sou-

vent certains principes insolubles dans l'eau ou dans la sève doivent d'abord subir une transformation (cellulose, amidon, graisses). Nous retrouvons donc ici quelque chose d'analogue à ce qui se passe pour les principes cristallins ou absorbés par le sol, qui doivent pénétrer dans les racines. Après un examen attentif des faits connus, il paraît évident que la force dissolvante provient de l'organe absorbant lui-même; probablement qu'il s'échappe du germe ou des suçoirs des parasites, une substance qui se répand dans les tissus environnants et a la propriété de rendre certains principes solubles. Lorsque le petit tube des *Peronospora*<sup>1</sup> pénètre dans les cellules de l'épiderme en perçant la cuticule et la membrane; lorsque les filaments de différents champignons creusent des canaux dans le bois mort<sup>2</sup>, ou perforent les grains d'amidon, ce ne peut être que par l'influence d'un liquide dissolvant qui revêt d'une couche mince la membrane cellulaire du champignon. Les parties attaquées ne se dissolvent, en effet, qu'exactement au point de contact. D'après Nægeli, le tube pollinique pénétrerait de la même façon à travers le tissu conducteur du style. L'organe absorbant du cotylédon de la datte est d'abord très-petit et entièrement entouré du tissu cellulaire solide de l'endosperme<sup>3</sup>. Malgré sa structure délicate, il s'étend petit à petit, finit par absorber la totalité de l'endosperme et remplit à sa place la cavité de la graine. Il est recouvert d'un épithélium délicat autour duquel une couche d'endosperme se ramollit et est absorbée; puis une autre lui succède à mesure que l'organe absorbant prend de l'extension. Des différentes couches celluloses cornées des cellules de l'endosperme, les plus extérieures (membrane primaire) résistent seules à cet effet; elles sont poussées de côté et comprimées par l'organe absorbant. Le protoplasma granuleux et les matières grasses que renferme l'endosperme pénètrent aussi dans le germe. Toutes ces modifications ne peuvent être attribuées qu'à l'influence d'un principe dissolvant contenu dans l'organe absorbant. L'énorme masse de sucre que celui-ci renferme à cette époque, est évidemment un produit de transformation des membranes cellulaires de l'endosperme. L'organe absorbant des graminées (scutellum), qui, comme celui des dattes, reste enfermé dans la graine,

<sup>1</sup> De Bary, « Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. » Ann. des Sc. nat., 4<sup>me</sup> série, XX, n° 1.

<sup>2</sup> Schacht, Jahrbücher für wiss. Botanik, III, 442.

<sup>3</sup> J. Sachs, « Keimungsgeschichte der Dattel. » Bot. Zeitung, 1862, p. 241.

garde ses dimensions primitives<sup>1</sup>, et ne s'étend point à travers l'endosperme; malgré cela, celui-ci est entièrement vidé. Les membranes cellulaires restent intactes, mais l'amidon et le protoplasma qu'elles contiennent sont dissous peu à peu à mesure que l'influence de l'épithélium du scutellum se fait sentir à travers tout l'endosperme.

Dans le ricin et dans l'oignon commun, les différentes parties du germe sortent de la graine; dans le premier, les cotylédons foliacés sont enfoncés dans l'endosperme; dans le second, le sommet des feuilles primordiales seulement; dans les deux cas, les substances grasses et azotées de l'endosperme pénètrent dans la surface absorbante, et l'on peut reconnaître la présence de gouttes graisseuses jusque dans les parties les plus éloignées du germe. L'absorption marchant parallèlement avec le développement du germe, c'est en lui qu'il faut chercher la cause première de la dissolution et du mouvement de ces principes.

On peut parfaitement présenter pour les parasites phanérogames une explication analogue. Les grains d'amidon disparaissent des cellules corticales dans le voisinage des suçoirs de la Cuscute, exactement comme cela se passe dans l'endosperme des graminées; comme dans ces dernières, l'organe absorbant possède évidemment une faculté dissolvante; dès que les principes dont le germe ou le parasite a besoin sont dissous, un courant de diffusion les dirige vers l'organe absorbant; celui-ci les cède aux parties avoisinantes, où elles sont employées à la formation de nouveaux organes; elles sont ainsi soustraites aux forces de diffusion; l'équilibre moléculaire est détruit dans tout le système; l'organe absorbant perdant à mesure d'un côté ce qu'il gagne d'un autre, un courant constant de molécules dissoutes se dirige, des tissus nourriciers environnants vers la surface absorbante.

Les racines d'une plante qui pénètrent à travers d'autres plantes vivantes ou mortes, peuvent, dans certains cas, se les rendre tributaires, comme le font les parasites ou les germes dans l'endosperme. Elles n'ont pas besoin d'attendre que les progrès de la décomposition aient transformé les parties végétales en ulmates, acide carbonique, etc.; elles peuvent dissoudre et s'assimiler les substances organiques; on arriverait ainsi à expliquer la nutrition du *Neottia nidus avis*, du *Monotropa* et des autres plantes sans chlorophylle

<sup>1</sup> J. Sachs, « Zur Keimungsgeschichte der Gräser. » Bot. Zeitung, 1862, p. 145.

non parasites, qui vivent surtout parmi les feuilles tombées et les débris de plantes; ces idées méritent aussi d'être prises en considération pour les plantes qui vivent exclusivement dans la tourbe, dans la terre de bruyère ou dans un sol renfermant des débris végétaux et animaux frais, et qui ne prospèrent point dans la terre de jardin (où elles rencontrent de l'humus beaucoup plus désorganisé).

Le bourgeon occupe, vis-à-vis de l'organe qui le produit, une position analogue à celle du germe vis-à-vis de son endosperme. Lorsque le bourgeon de l'*Allium Cepa* se développe, il absorbe les principes dissous que renferment les écailles du bulbe; dans la tulipe ou la jacinthe, les grains de fécule des écailles doivent être transformés en sucre et dissous avant de pouvoir être utilisés pour la croissance. La même observation se rapporte aussi aux grains de fécule de la pomme de terre. Lorsque le bourgeon est bien vivant, cette transformation chemine parallèlement à son développement; mais s'il est mort ou brisé, elle ne s'opère point; il est donc évident que le bourgeon, pendant son épanouissement, exerce une certaine influence sur les tissus du bulbe ou du tubercule; sa croissance elle-même devient la cause du changement de place de l'amidon (sous forme soluble, comme sucre, etc.); il est probable que tout bourgeon a une influence analogue sur la tige remplie de principes nutritifs qui le porte. Ces forces d'attraction des parties qui se développent, ne s'exercent pas seulement sur les substances organiques, mais aussi sur les bases et acides inorganiques. Une partie des principes inorganiques passe avec le sucre, l'amidon, l'albumine, des cotylédons de haricots, des tubercules de pommes de terre, dans les bourgeons et dans les jeunes racines, pour entrer petit à petit dans les nouvelles cellules sous forme de nouvelles combinaisons.

Pour être complet, il faudrait maintenant traiter de la distribution des différents principes dans l'intérieur de la plante et de leurs rapports avec le développement; nous ne nous étendrons, pour le moment, pas davantage sur ce point; nous avons consacré un chapitre spécial aux combinaisons élaborées, aux principes plastiques proprement dits (hydrates de carbone, graisses, albumine), les transformations des principes constitutifs des cendres ne sont point assez connues, pour qu'on puisse dire à leur sujet quelque chose de général et d'un intérêt vraiment physiologique. Nous ne possédons que des faits isolés, intéressants en eux-mêmes, mais que la place ne nous permet pas d'énumérer ici.

Il suffit, pour ce paragraphe, d'indiquer les sources principales sans les analyser.

Ce sont :

Th. de Saussure : Recherches chimiques sur la végétation, ch. IX.

Rochleder : Chemie u. Phys. der Pflanzen, 1858, p. 120, etc.

R. Arendt : Das Wachstum der Hafer-Pflanze. Leipzig, 1859 (excellent ouvrage, très-important).

Garreau : Recherches sur la distribution des minérales fixes dans les divers organes des plantes. Ann. des Sc. nat. 1860, p. 145.

Anderson, dans Liebig : Die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 1865, II, p. 20.

Différents mémoires dans le journal : Die landwirthschaftlichen Versuchstationen. Dresden.

---

## VII

## CIRCULATION DE L'EAU

## CHAPITRE SEPTIÈME

**Circulation de l'eau à travers les plantes.**

§ 56. Toutes les plantes, sans exception, ont besoin d'eau pour vivre. Elle leur fournit l'hydrogène nécessaire à la formation des principes élaborés, et entre telle quelle dans la formule chimique de bien des combinaisons. Elle est le moyen de dissolution le plus général et la condition indispensable de tous les phénomènes de diffusion d'une cellule à l'autre. En outre, toutes les parties vivantes, les parois cellulaires, le protoplasma, le nucléus, les grains de chlorophylle, doivent être pénétrés d'eau, qui est nécessaire à leur constitution moléculaire. Pour que les tissus demeurent rigides et en état d'accomplir leurs fonctions, les cavités cellulaires doivent contenir assez de sève pour maintenir les parois dans un état de tension considérable. Cette eau, si nécessaire à différents points de vue, peut être désignée comme *eau de végétation* ; elle entre toujours pour une certaine partie, et souvent pour la partie la plus forte<sup>1</sup>, dans le poids de la plante vivante. Son apport se fait petit à petit, à mesure que l'assimilation et l'accroissement augmentent la nécessité ; c'est la faculté d'imbibition des corps organisés et l'action endosmotique des substances dissoutes dans les cellules, qui attirent l'eau de l'extérieur à l'intérieur de la plante. On

<sup>1</sup> Dans les plantes aquatiques souvent plus de  $\frac{9}{10}$  du poids vivant.

peut admettre, sans trop d'erreur, que les végétaux submergés, souterrains, les endophytes se contentent de l'eau de végétation. On peut même remarquer que certaines plantes aériennes sont organisées de telle façon qu'elles protègent avec une grande énergie l'eau de végétation contre l'évaporation, et n'ont, par conséquent, pas besoin qu'on leur en fournisse bien souvent : par exemple, les *Stapelia* et les *Cactus*, organisés pour vivre dans les déserts ; les *Orchidées* épiphytes ne peuvent, grâce à leur manière de vivre, absorber que très-peu d'eau à la fois ; mais elles n'en perdent guère par l'évaporation.

Même là où il n'y a pas d'évaporation appréciable et où l'apport d'eau est très-lent, il y aura toujours de certains mouvements dans les liquides à travers les tissus. Tant qu'à une place ou à une autre, s'opéreront des transformations chimiques ou organiques, l'eau y arrivera toujours des environs par diffusion. Tel est, par exemple, le cas dans les pommes de terre, bulbes de *dahlia*, etc., qui peuvent développer leurs bourgeons dans un endroit sec ; à mesure que l'eau se porte vers le bourgeon, le reste du tissu se fane ; de même aussi des rejetons sur les troncs coupés tirent de l'écorce et du bois non-seulement des principes élaborés, mais aussi de l'eau. Tous ces mouvements de l'eau de végétation, liés avec les différentes phases de l'existence de la plante, obéissent à des lois fixes ; le liquide se porte tantôt en haut, tantôt en bas, tantôt latéralement, suivant le point où la vie est la plus active. Mais tous ces mouvements sont lents et peu visibles ; ils se mesurent par la rapidité de la croissance ; le volume d'eau déplacé correspond exactement au volume de l'organe nouvellement formé, qui l'a tirée des parties environnantes.

Mais dans les plantes dont le feuillage développé et d'une structure délicate offre une large surface à l'évaporation, aux mouvements vitaux de l'eau vient s'en joindre un bien plus rapide et plus considérable ; les pertes d'eau par les feuilles doivent être immédiatement couvertes par une absorption égale faite par les racines, sans quoi les tissus se faneraient et finiraient par perdre l'eau de végétation elle-même. L'eau absorbée dans ce but doit, par conséquent, s'élever avec une certaine rapidité à travers les tiges jusqu'aux pétioles et aux feuilles. Dans une plante en bon état, vivant dans un air sec et avec une lumière suffisante, ce fait ne peut se réaliser que si les racines rencontrent à leur portée autant d'eau que les feuilles en perdent. L'observation la plus superficielle montre que l'eau qui, parcourant ainsi la plante, peut dans un temps court égaler et dé-



passer son poids, ne se compare que bien difficilement avec les courants lents qui se dirigent en même temps au travers de la même plante dans toutes les directions. L'eau absorbée par les fibrilles des racines, se réunissant en un vaste courant dans la racine principale et dans la tige, pour se diviser de nouveau dans les rameaux et les feuilles, peut, en quelques jours, atteindre un volume 10 et 100 fois plus considérable que celui de la plante entière. C'est ce phénomène, facile à constater, que nous allons étudier spécialement, sous le nom de courant d'eau à travers la plante; il s'agit surtout de déterminer les forces qui font pénétrer l'eau dans les racines, qui la font monter jusqu'à des hauteurs souvent considérables, comme aussi la dépendance de la transpiration des circonstances extérieures, et enfin l'effet réuni de ces différentes forces pour produire tel ou tel état de la plante. La force qui amène l'eau et celle qui l'em-mène sont indépendantes, et c'est suivant que l'une ou l'autre prend le dessus que les tissus se vident ou se remplissent.

#### a. Ascension de l'eau à travers les racines.

§ 57. Les racines absorbent l'eau qui les environne par imbibition des parois cellulaires, et par l'endosmose produite par le contenu des cellules, jusqu'à ce que les tissus soient trop pleins pour rien recevoir de nouveau. Si l'eau peut s'échapper soit par évaporation, soit goutte à goutte à des places déterminées, soit par des fissures des couches ligneuses, les racines recommencent à agir. Prenons comme un exemple très-simple une plante sans feuilles; tous ses tissus sont entièrement gorgés d'eau qui est à l'état de repos; les racines en absorberaient bien encore, mais il n'y a pas de place pour la loger. Si nous coupons la tige horizontalement au-dessus de terre, il s'écoule par la section une certaine quantité d'eau (vigne, bouleau, chêne). La pression qui empêchait les racines d'agir cesse, et celles-ci peuvent absorber exactement autant d'eau qu'il s'en est écoulé. Il s'établit ainsi un courant qui ne dure qu'autant que l'eau absorbée par les racines s'écoule à mesure par la surface de section. Avant la section, la force des racines était un simple effort, une tension intérieure, tandis que maintenant elle est devenue une force active. Pour mesurer l'étendue de la résistance que devaient opposer les tissus remplis aux racines, il n'y a qu'à appliquer à la surface coupée une pression suffisante pour arrêter l'écoulement et, par consé-

quent, aussi l'absorption. Cette pression, qui fait équilibre à la force des racines, varie beaucoup suivant la nature et l'état de la plante; elle se mesure par une colonne de mercure variant de quelques pouces à plus d'une atmosphère. Un tube manométrique rempli de mercure, appliqué sur la surface de section, joue le rôle du sommet de la plante. Aussitôt que la pression mercurielle a atteint une certaine intensité, elle arrête l'écoulement, et la force des racines se transforme de nouveau en une pression intérieure; la hauteur de la colonne mercurielle indique exactement à quelle pression est soumise la sève dans l'intérieur de la plante, et nous avons ainsi une représentation assez exacte de ce qui s'y passait avant la section.

La force des racines est le produit compliqué d'une foule de forces plus simples dépendant de l'organisation des tissus, de la température des liquides environnants et aussi de différentes circonstances inconnues; la pression dans l'intérieur de la plante variera avec toutes ces différentes influences, comme aussi oscillera le mercure dans le tube manométrique appliqué à la surface de section. Mais, si au sommet de la plante, il y a évaporation, la force des racines restant la même, la tension augmentera ou diminuera avec cette fonction. Un manomètre fixé à un rameau tandis qu'un autre rameau transpire, indique donc le degré de tension dans l'intérieur de la plante, tension qui est en général proportionnelle à l'excès de l'apport de l'eau sur son évaporation. Les oscillations pourront dépendre de variations dans l'évaporation, dans la force des racines ou dans toutes les deux. Si entre la racine absorbante et le manomètre, il y a une longue étendue de tige, le manomètre n'indique plus exactement la force de la racine, parce que celle-ci a, dans ce cas, à vaincre de plus la résistance de la colonne d'eau du manomètre à la racine, résistance qui se mesure par la distance perpendiculaire entre les deux; pour estimer exactement la force des racines, il faudra donc toujours ajouter aux chiffres indiqués par le manomètre (abstraction faite d'autres causes d'erreur) la hauteur de la colonne de sève. Ainsi plus un manomètre est haut, plus faible est la pression qu'il indique; donc, les tissus, dans la partie supérieure de la plante ont affaire à une force des racines plus faible que dans le bas<sup>1</sup>. Le som-

<sup>1</sup> Brücke, Pogg. Ann. LXIII, 1844. Hofmeister, Flora, 1862, p. 118. D'après ce dernier les oscillations du manomètre sont ralenties par la difficulté des mouvements de l'eau à travers le bois. On comprendra aussi pourquoi le manomètre fléchit, quand un rameau plus élevé de la même tige est coupé et saigné (Hales, Statical essays, expér. 38).

met d'une plante peut donc se trouver sur la limite et n'être soumis à aucune pression de la part des racines, ou même se trouver plus haut encore, et alors il doit lui-même attirer le liquide de parties placées plus bas.

Soit, par exemple, une plante de 6 pieds de haut, pourvue de racines dont la force équivaut à 10 pieds ; une force de 4 pieds se traduira en tension dans les tissus. Une plante, dans ces conditions, pourra se comparer à un tube en caoutchouc fermé par le haut, et dans lequel de l'eau est chassée par une pompe ; lorsque le tube sera plein et que son élasticité et la résistance de ses parois feront équilibre à la force de la pompe, chaque point des parois sera soumis à une pression égale à la pression de la pompe moins la hauteur de la colonne d'eau pour le point donné. Supposons maintenant une plante de 15 pieds de haut avec la même force de racines de 10 pieds ; il y aura une hauteur de 5 pieds qui ne sera pas soumise à l'action des racines et qui devra se procurer de la sève par d'autres moyens, par exemple par imbibition et endosmose ; les tissus de cette partie de la plante se serviront des 10 pieds précédents comme d'un réservoir où, par leur propre force, ils puiseront la sève. Ce serait le cas d'un tube rempli d'eau jusqu'à 10 pieds ; au-dessus de cette limite, une pompe aspirante fait monter l'eau jusque dans les parties supérieures du tube.

La plus grande hauteur atteinte par la pression des racines qui ait été observée par Hales, était de 36 pieds ; suivant Jamin, l'imbibition dans le bois représente une force de 4 à 6 atmosphères (150-180 pieds). Entre ces deux forces, la sève peut donc déjà être portée à 200 pieds au moins. De plus, il n'y a pas de raison de supposer que la force des racines ne dépasse jamais 36 pieds ; l'observation fut faite sur une vigne, et la force est peut-être beaucoup plus considérable pour des arbres de 150 à 200 pieds de haut.

On a cru longtemps que le phénomène des pleurs des tiges coupées, était particulier à un petit nombre de plantes et ne se présentait qu'au printemps. Des observations sur les lianes tropicales, sur la sève de palmier, d'Agave, etc., ont montré que le phénomène est très-répandu et peut s'observer en toute saison. Hofmeister a prouvé que les arbustes et même les plantes herbacées de nos climats peuvent pleurer dans toutes les saisons. Lorsque sur des plantes pleinement feuillées on n'observe aucun flux de sève ; ou que même elles absorbent de l'eau par leurs blessures, cela ne veut pas dire que la force des racines n'agit pas, mais simplement qu'elle ne fournit pas assez d'eau pour suffire à la transpiration très-forte. Lorsqu'on place un manomètre sur le tronçon d'une tige feuillée, la tige peut absorber les premières parties d'eau qui arrivent

et ce n'est que lorsqu'elle est de nouveau saturée qu'on peut mesurer la force des racines avec le manomètre. Il ne faut pas négliger cette circonstance lorsqu'on veut, à un moment donné, apprécier la force des racines. Un vase, muni d'un canal déferent et d'un afférent, peut se vider sans que le canal afférent cesse d'agir; il suffit pour cela que le déferent soit plus fort.

a) *La quantité de liquide qui s'écoule de la tige coupée est soumise naturellement à toutes les mêmes variations que la force des racines (température, humidité du sol, état des racines). Les données suivantes n'ont donc d'autre but que de fournir une idée approximative de l'effet de cette force. D'après Alex. de Humboldt<sup>1</sup>, lorsqu'on coupe la tige de l'Agave americana avant la sortie de la hampe, il se rassemble dans la blessure, creusée en forme de coupe, en vingt-quatre heures 200 pouces cubes de sève ( $\frac{2}{8}$  pendant le jour,  $\frac{3}{8}$  pendant la nuit,  $\frac{2}{8}$  avant midi,  $\frac{3}{8}$  après midi). Une plante très-robuste donna même jusqu'à 375 pouces cubes, cela dura quatre à cinq mois, ce qui forme un total de 40 à 50000 pouces cubes de sève, qu'on boit fermentée sous le nom de *pulque*. D'après Sartorius<sup>2</sup>, une plante d'Agave donna 8 bouteilles par jour, pendant quatre à cinq mois. C'est pendant le deuxième mois que la sève arriva le plus fort, elle est alors laiteuse. Adams<sup>3</sup> recueillit sur une tige de Rosa rubiflora, en 40 minutes une once de sève, et 31 onces dans la semaine (juillet). D'après Schleiden, une tige de vigne d'un demi-pouce de diamètre coupée à 5 pieds au-dessus du sol donna en une semaine plus de 9 livres de sève (avril-mai). Hofmeister, dans ses tabelles (Flora, 1862), donne les résultats suivants:*

*Urtica urens*: volume de racines 1350<sup>mm</sup> cubes;  
il s'écoula 3025<sup>mm</sup> cubes de sève en 99 h.;  
d'un pied dont le volume de racines était de  
1450<sup>mm</sup> cubes en 39  $\frac{1}{2}$  h., 11260<sup>mm</sup> cubes.  
*Solanum nigrum*: racines 1900<sup>mm</sup> cubes, en 65 h.  
4275<sup>mm</sup> cubes de sève.  
*Phaseolus multiflorus*: racines 2300<sup>mm</sup> cubes, en  
49 h. 3630<sup>mm</sup> cubes de sève.  
*Brassica oleracea*: racines 1100<sup>mm</sup> cubes, en 76 h.  
2210<sup>mm</sup> cubes de sève.  
*Helianthus annuus*: racines 3370<sup>mm</sup> cubes, en  
145 h. 5830<sup>mm</sup> cubes de sève.

Mes observations personnelles donnent des résultats beaucoup plus forts pour le *Solanum tuberosum*, *Helianthus annuus*, *Silybum marianum*. Malheureusement j'ai négligé de mesurer le volume des racines. Ces données prouvent en tous cas que toute la sève qui s'écoule ne pouvait pas être renfermée dans la tige: il a néces-



Fig. 21.

<sup>1</sup> Neu-Mexico, etc., livre IV, chap. 9. Meyen, Phys. II, 85.

<sup>2</sup> Mexico, p. 37 et 283.

<sup>3</sup> De Candolle, Physiol., I, 91.

sairement fallu que les racines agissent et il y a eu un courant ininterrompu des racines à la surface de section.

6) *L'énergie de la force des racines* et ses variations ont été mesurées depuis Hales au moyen d'un manomètre auquel on peut donner la forme représentée dans la fig. 21 (page 223). Il est bon de remplir l'intervalle *a b* dans la première et la seconde tubulure d'eau, sans quoi une partie de l'oxygène de l'air qui y est contenu, est absorbé, et cela occasionne des changements de pression. La force des racines se mesure par la différence de niveau entre *b* et *c* et doit se corriger suivant différentes circonstances. Pour plus de commodité on peut observer la plante dans un pot, à condition qu'elle ne soit pas récemment transplantée. La première tubulure *a* est liée par un anneau de caoutchouc *q* à la tige *p*. Pour observer des forces peu considérables et surtout pour les variations, il convient d'employer un tube perpendiculaire aminci à l'extrémité pour diminuer l'évaporation. Voici quelques-uns des résultats les plus frappants observés.

Hales<sup>1</sup> en ajoutant des tubes de verre sur une tige de vigne fit monter la sève jusqu'à 21 pieds, avec un manomètre à 3 tubulures, le mercure monta de 32  $\frac{1}{2}$  pouces, ce qui représente une colonne d'eau de 36 pieds 5  $\frac{1}{2}$  pouces. Voici les hauteurs observées par Hofmeister<sup>2</sup> sur des tiges coupées à ras du sol :

1° Enracinés dans la terre :

Atriplex hortensis . . . . .	65 <sup>mm</sup> mercure.
Chrysanthemum coronarium . . . . .	14 »
Digitalis media . . . . .	461 »
Papaver somniferum . . . . .	212 »
Morus alba . . . . .	12 »

2° Racine plongée dans l'eau :

Digitalis media . . . . .	30 »
Sonchus oleraceus . . . . .	24 »
Chenopodium album . . . . .	16 »
Papaver somniferum . . . . .	11 »
Petunia nyctaginiflora . . . . .	7 »
Pisum sativum (germes) . . . . .	31-25 »

Dans un mémoire publié plus tard (Flora 1862), Hofmeister donna les résultats suivants pour des plantes en pots :

Phaseolus nanus . . . . .	46 <sup>mm</sup> mercure.
Idem . . . . .	57 »
Phaseolus multiflorus (fin. germin.) . . . . .	87 »
Idem . . . . .	159 »
Urtica urens . . . . .	354 »
Idem . . . . .	247 »
Idem . . . . .	283 »
Vitis vinifera . . . . .	731 »

et sur un autre rameau 804<sup>mm</sup> = .33 pieds d'eau.

<sup>1</sup> Statical essays, 1731, p. 109 et 113.

<sup>2</sup> Ber. der k. sächs. Gesellsch. der Wiss. 1857, p. 156.

7) *Le siège de la force qui fait monter la sève, doit se chercher à l'extrémité des racines, dans la partie qui croît et qui absorbe l'eau; la tige non-seulement n'aide en rien, mais arrête l'ascension de la sève puisque plus on coupe près du collet plus la colonne est haute; une racine isolée dont l'extrémité plonge dans le sol, et qui est munie d'un manomètre à l'autre bout, fait monter la sève à des hauteurs assez considérables (Dutrochet, Mém., I, 393; Hofmeister, Sitzungsber. der k. sächs. Ges. d. W., 1857, p. 153). Ce dernier limite la portion active des racines à l'extrémité toute jeune et s'allongeant encore (Flora, 1862, p. 174), et il rapproche cela du fait qu'une racine ne fonctionne énergiquement que tant qu'elle croît. Nous reviendrons sur ce sujet: il suffit de dire ici que l'effet qu'on constate sur la coupe d'une grosse racine ou du collet est dû à l'activité des parties jeunes et croissant encore, il peut par conséquent augmenter à mesure que celles-ci s'allongent (il le peut, mais la réalisation dépend de circonstances secondaires). Cette opinion d'Hofmeister est confirmée par différents faits: par exemple, les gouttes qui suintent à l'extrémité des feuilles des germes de graminées; cela arrive lorsque le bourgeon vient de s'épanouir, les racines s'accroissent facilement dans un sol chaud et humide, et comme la surface d'évaporation est très-petite, l'eau poussée en haut par les racines doit s'échapper en gouttelettes. On observe un phénomène semblable sur le *Pilobolus cristallinus*<sup>1</sup>; la cellule du style et le sporange sont couverts de gouttelettes d'eau, ce qui n'arrive que si la pression de la sève surpasse la résistance d'inhibition des parois. Cette pression est due à la racine unicellulaire, mais ramifiée. Fresenius a observé un phénomène semblable sur le *Mucor mucedo* et sur le mycelium flottant à la surface des liqueurs moisies: les pleurs du *Merulius* sont dus à des causes analogues (Hofmeister).*

§ 58. *La force des racines.* Nous supposons toujours une racine dans une condition aussi avantageuse que possible, coupée au collet à ras du sol. Le sol est humide et chaud, et toutes les circonstances très-favorables; la section de la tige est protégée contre l'évaporation par un tube rempli d'eau. Toutes les parois des cellules de la plante sont saturées d'eau; les cavités en sont pleines, et partout l'équilibre est établi entre la tension du contenu de la cellule et l'élasticité de la membrane. Dans cet état, l'eau absorbée par les racines sera poussée à travers les tissus gorgés d'eau et dilatés, de manière à arriver à la section encore sous une certaine pression. Il n'y a pas à songer à une absorption exercée d'en haut<sup>2</sup>; il s'agit donc de se rendre compte comment, dans les circonstances données, agit la force qui fait monter l'eau. La réponse nous est fournie par la phrase dans laquelle Hofmeister conclut son travail

<sup>1</sup> F. Cohn, Verh. der Leopoldina. Band 15, Abth. I, 159.

<sup>2</sup> La pression de l'atmosphère ne joue aucun rôle, puisque s'exerçant aussi sur la surface de section, elle se fait équilibre à elle-même. V. Böhm, Sitzungsber. der kais. Acad. der Wiss. Wien, 1863, 18 juin.

si remarquable<sup>1</sup> : « *Le phénomène des pleurs est dû à la pression qu'exerce sur le liquide qui a pénétré dans la racine, la tension des parois des cellules; il est ainsi poussé jusque dans les vaisseaux.* » Je ne suis pas tout à fait d'accord avec Hofmeister sur la marche à suivre pour en venir à cette conclusion; mais l'exposé de ces différences m'entraînerait trop loin. Je préfère développer mes vues personnelles, en remarquant bien que ce sont les travaux d'Hofmeister qui leur ont donné naissance<sup>2</sup>.

Je pars de l'hypothèse que toute membrane de cellule qui est perméable à l'eau par endosmose doit, sous une certaine pression, laisser suinter le liquide; de plus, la résistance à l'infiltration est

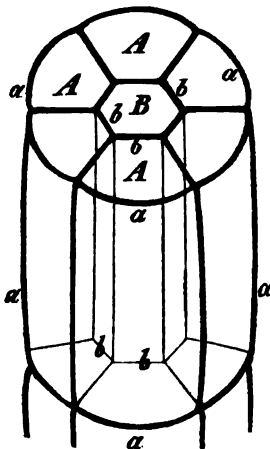


Fig. 22.

différente pour différentes membranes. Soit la fig. 22 la représentation schématique d'un fragment de racine active; soit *A A* les cellules corticales absorbantes, et *B* un vaisseau central; d'après les faits énumérés ci-dessus, dans les cellules *A A* la tension relative entre le contenu et les parois est très-forte; sur chaque portion *a b* de la surface de la membrane s'exerce une pression égale. Cette pression est occasionnée par l'action endosmotique du contenu de la cellule sur l'eau environnante; celle-ci pénètre dans l'espace *A* jusqu'à ce que l'attraction endosmotique soit neutralisée par l'élasticité de la membrane, qui

se dilate toujours un peu par suite de l'augmentation de volume du contenu. Chaque portion de la surface *a b* exerce de l'extérieur à l'intérieur la même pression qu'elle supporte de l'intérieur à l'extérieur. Cet état de turgescence n'est possible qu'en tant que la membrane de la cellule, bien que soumise à une forte

<sup>1</sup> Flora, 1862, p. 175.

<sup>2</sup> C'est à Hofmeister que revient la gloire de s'être placé le premier à un point de vue exact, pour examiner cette question; c'est lui qui a réuni et même découvert les faits les plus significatifs. Les ouvrages plus anciens sur les causes de l'ascension de la sève, pèchent tous par une confusion de deux choses bien distinctes (activité des racines et évaporation). Dutrochet, *Mém.* I, 395. Dassen dans *Froriep's Notiz.* 1846, XXXIX, 129. — Pour le moment nous n'avons pas à nous occuper des moyens par lesquels l'eau arrive jusque dans les parties les plus élevées des arbres; il est peu probable que la force des racines soit assez puissante, pour la faire monter jusqu'à 200 pieds et au-dessus; mais nous n'avons à nous occuper maintenant que de l'étude de la force des racines telle qu'elle a été constatée.

pression, ne laisse pas filtrer d'eau ; mais si nous supposons la membrane  $a b$  tuée par la gelée, elle perd sa résistance à la filtration, et l'eau chassée de l'intérieur à l'extérieur jaillit par les pores moléculaires élargis. Mais la résistance de filtration des cellules même vivantes a une certaine limite, car, quelque épaisse que soit une membrane, on peut toujours, par une haute pression, chasser de l'eau à travers. Maintenant, si dans la cellule  $H$  fortement dilatée s'exerce encore une action endosmotique qui, malgré la forte pression de l'intérieur à l'extérieur, tend aussi à attirer de l'eau, cette pression se trouvera augmentée. Il doit venir un moment où elle surpassera la résistance de filtration de la membrane  $a b$ , qui dès lors ne s'opposera plus à la sortie de l'eau. Dans le cas le plus simple, la membrane est organisée de même façon soit en  $a$ , soit en  $b$ , et pour chaque volume d'eau que l'endosmose fait passer par  $a$ , il doit sortir un volume égal par  $a$  et par  $b$ . Mais si la plante est organisée d'une manière plus favorable, le pouvoir de résistance sera plus grand en  $a$  qu'en  $b$ . Dans ce cas-là, lorsque la pression sera assez forte pour vaincre la résistance de filtration, pour chaque volume  $v$  d'eau qui entrera par  $a$ , il sortira par  $b$  un volume équivalent. La même chose se passe dans les six cellules  $A$  ; c'est un volume d'eau  $6 v$  qui, à travers les parois, pénètre dans le vaisseau central  $B$ . Si ce vaisseau  $B$  est coupé et ouvert, l'eau le parcourt librement. Mais si sur la section de  $B$  s'exerce une pression, cette pression se transmettra par le moyen du liquide aux parois  $b b$ , et là s'ajoutera à leur résistance de filtration ; dès que les deux forces réunies égaleront la force endosmotique qui attire l'eau en  $a$ , cette attraction cessera, et il ne passera plus d'eau par  $b$ . Les expériences manométriques montrent que la pression en  $B$  doit souvent être assez forte ; la force endosmotique  $A$  est encore plus forte, puisqu'elle est opposée à la pression  $B$  et à la résistance de filtration de  $b$ .

Ce mode d'absorption de l'eau, dans un système de cellules complètement saturées, prend son origine dans l'attraction endosmotique qui s'exerce sur l'eau environnante. La pression ainsi occasionnée dans la cellule chasse dans le vaisseau conducteur, un volume de liquide égal à celui qui a été absorbé, d'où l'on peut conclure que le pouvoir de résistance à l'infiltration est plus grand à l'extérieur qu'à l'intérieur. Le cas est encore plus favorable quand, entre  $a$  et  $b$ , il y a une série de cellules se succédant tangentiellement (fig. 23). Si nous supposons la force endosmotique organisée de telle façon que le résultat soit  $A'' > A' > A$ , l'eau absorbée par endosmose à



travers  $a$  sera attirée par  $A'$  et  $A''$  à travers  $a'$  et  $a''$ . Nous supposons pour la résistance de filtration<sup>1</sup> :  $a > a' > a'' > b$ . Dans chacune

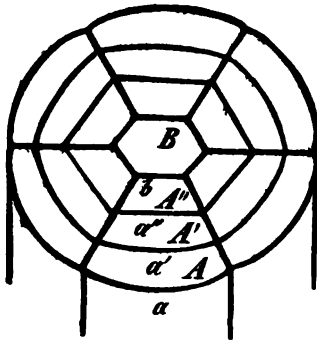


Fig. 23.

des cellules  $A$ ,  $A'$ ,  $A''$ , il se manifeste, par suite de l'augmentation du contenu, une tendance à chasser la sève à travers les parois, et cette tendance vient en aide à la force de l'endosmose, puisque la résistance  $a > a' > a''$ , la pression dans les cellules, tendra à pousser le liquide vers l'intérieur. La cellule  $A''$  ainsi remplie tend à chasser le liquide à travers ses parois, mais elle ne pourrait en chasser à travers  $a''$  qu'autant qu'il en sortirait par  $a'$

et  $a$ ; mais les résistances sont  $a > a' > a''$ ; c'est donc par  $b$  dans le vaisseau conducteur que  $A''$  chassera son trop plein de liquide.

Pour bien se rendre compte de la force endosmotique qui tend à charrier l'eau de  $A$  en  $A'$  et  $A''$ , il faut supposer qu'il y a dans ces cellules, des matières dissoutes qui ont une grande attraction pour l'eau. Malgré cela, le liquide qui arrive en  $B$  doit contenir très-peu de substances dissoutes, peut-être point. En effet, lors de la filtration d'un liquide à travers une membrane à pores étroits, celle-ci se comporte différemment vis-à-vis du liquide et des substances dissoutes. Les recherches de Willibad Schmidt<sup>2</sup> ont prouvé que l'eau pure s'infiltré beaucoup plus facilement que les substances qui y sont dissoutes. Les récentes observations de Graham conduisent à la conclusion que plus une substance dissoute participe au caractère colloïde, moins elle s'infiltré facilement. Il y a enfin une troisième circonstance dont on n'a pas tenu compte jusqu'à maintenant : c'est l'influence de la couche de protoplasma des cellules. Puisque le protoplasma retient dans son intérieur les matières colorantes qui le traversent, on peut supposer qu'il a la même influence sur d'autres substances. Ainsi différentes circonstances se réunissent pour retenir les substances dissoutes dans l'eau, qui est chassée par  $b$  dans le vaisseau conducteur. L'analyse de la sève, qui s'écoule librement, montre qu'elle contient fort peu de matières dissoutes<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> Cette hypothèse a déjà été faite par Hofmeister, l. c., p. 138.

<sup>2</sup> Pogg. Ann. Bd. XCIX, 17. Hofmeister s'est déjà appuyé sur ce fait pour expliquer le peu de concentration de la sève qui s'écoule d'une tige coupée. Ferner W. Schmidt in Pogg. Ann. Bd. CXIV, 337.

<sup>3</sup> Unger, Sitzungsber. der k. Acad. der Wiss. Wien, 1857, XXV, 441 et suiv.

Hofmeister regarde comme une circonstance importante dans l'action de la force des racines, l'équilibre qui s'établit entre les couches actives (corps érectile) et les couches passives. Mais je dois confesser que je ne puis attribuer à la tension entre le parenchyme d'un côté et l'épiderme et les faisceaux vasculaires de l'autre, l'influence entrevue par Hofmeister.

Il ne faut naturellement pas s'attendre à pouvoir reproduire dans un appareil, l'assemblage compliqué de forces qui concourent à produire la pression des racines: il faut se contenter d'en analyser les périodes successives et de ramener les différentes phases aux lois connues de la diffusion. Ce que j'ai dit dans le § 48. suffit pour montrer qu'on ne saurait prétendre retrouver dans une expérience, les mêmes rapports quantitatifs que dans les plantes (entre la quantité de liquide qui s'écoule, son degré de concentration, la force de la pression dans les racines). Lorsqu'on réfléchit que les plantes travaillent avec des cellules microscopiques dont l'arrangement est inimitable, on s'étonne que Hofmeister ait réussi avec des tubes de verre, du papier de riz et une solution de gomme, à reproduire dans ses traits principaux le phénomène des pleurs d'une tige. Son appareil peut même être encore très-simplifié. Dans la fig. 24 *g g*

est un tube de verre court et large: *a* une vessie de porc solidement attachée; *g g* est rempli d'une solution de sucre ou de gomme, et fermé en *b* avec du papier parchemin. On attache enfin, solidement, par-dessus *b* une coiffe en caoutchouc *K*, dans une ouverture de laquelle pénètre le bras d'un tube de verre coudé *r*. Ce dernier reste vide. L'appareil ainsi préparé est placé sous l'eau, *r* s'élevant perpendiculairement en l'air. Dans cette position *Z* représente la racine absorbante et *r* le vaisseau qui emmène le liquide. La substance dissoute en *Z* attire l'eau dans l'intérieur de la cellule: les membranes *a* et *b* d'abord flasques, se tendent peu à peu fortement. La pression dans *Z* atteint bientôt de telles proportions qu'une partie du



Fig. 24.

liquide est chassé à travers *b* dans le tube *r*: en vingt-quatre à quarante-huit heures, la surface de *b* étant de 700 mill. carrés, le liquide atteint une hauteur de 10 à 12 cent. dans le tube *b* large de 5<sup>mm</sup>. La vessie *a* qui tombe bientôt en décomposition, arrête promptement l'expérience. Je n'ai pas encore de données exactes, sur la

différence de concentration du liquide chassé en *r* et de celui qui remplit la cellule *Z*.

§ 59. *Oscillations dans la force des racines.* D'après la manière dont nous avons cherché à expliquer l'action de la force des racines, on comprend qu'elle soit facilement accrue ou diminuée par l'influence

d'agents extérieurs. Si la température s'élève jusqu'à une certaine limite, l'absorption de l'eau sera accélérée, et le manomètre indiquera une augmentation dans les forces des racines; si l'humidité du sol diminue, les cellules absorbantes auront toujours plus de peine à se procurer l'eau nécessaire à la turgescence des tissus; il viendra un moment où l'eau absorbée suffira tout juste à maintenir les membranes et les cavités cellulaires dans un état d'humidité convenable, et où il ne sera plus question d'une pression.

Outre cela, les nombreuses observations d'Hofmeister ont démontré l'existence d'oscillations périodiques dans la force des racines, indépendantes de la température et de l'humidité du sol, et provenant probablement de modifications périodiques dans les cellules. « Lorsqu'on a attendu (Hofmeister, *Flora*, 1862, p. 114) que le mercure ait atteint dans le manomètre la hauteur qui indique exactement le degré de tension de la sève, on commence à apercevoir clairement des variations journalières. Le mercure monte depuis le matin jusqu'après midi; il fléchit alors un peu, s'élève de nouveau vers le soir pour redescendre pendant la nuit. Quelquefois il s'élève sans interruption depuis le matin jusqu'au soir. » Avant que le mercure ait atteint son maximum de hauteur, on peut déjà constater les variations périodiques; il monte plus rapidement pendant les heures où la pression est la plus forte.

Lorsqu'on n'oppose pas à la force des racines, une pression qui lui fasse équilibre, on remarque également des oscillations dans la quantité de liquide qui s'écoule; mais elles ne coïncident pas exactement avec celles qu'on observe au moyen du manomètre mercuriel. « L'écoulement de la sève (Hofmeister, l. c., p. 106), faible pendant les dernières heures de la nuit, augmente rapidement après le lever du soleil; il atteint son maximum entre 7 <sup>1</sup>/<sub>2</sub> heures avant midi et 2 heures après midi, puis diminue rapidement jusqu'au matin suivant. Ce n'est que dans quelques cas isolés et d'une manière irrégulière qu'on peut constater une petite recrudescence vers le soir. Différentes plantes de la même espèce se comportent différemment à cet égard; mais le même individu offre chaque jour les mêmes particularités. »

Hofmeister a aussi remarqué que la formation de racines adventives et de bourgeons est toujours accompagnée d'un fléchissement dans le manomètre. Enfin, l'expérience elle-même, en sortant la plante de son état normal, devient la cause d'irrégularités qu'Hofmeister caractérise comme suit: « Dans le plus grand nombre des

cas, la masse de liquide qui s'écoule dans un temps donné augmente depuis le commencement de l'expérience, souvent d'une manière très-notable. Quelquefois les pleurs ne commencent pas tout de suite, puis s'élèvent peu à peu, constamment ou avec des interruptions jusqu'à un certain degré d'intensité. Même dans les cas où l'écoulement diminue rapidement dès le commencement, une recrudescence se manifeste plus tard. Ce n'est que très-rarement qu'on observe une décroissance constante dès l'origine de l'expérience. »

Les tabelles d'Hofmeister (l. c., tab. I, expér. 7, 9, 14, 19) montrent en outre que, dans des expériences durant plusieurs jours, le maximum diurne de l'écoulement diminue chaque jour ; la quantité de sève recueillie dans les 24 heures diminue également journellement (la même observation peut être faite pour la transpiration des rameaux coupés). Le manomètre fixé à la tige de plantes herbacées, après avoir oscillé pendant quelques jours, commence à fléchir d'abord lentement, puis toujours plus vite, et enfin le mercure est plus haut dans le second bras que dans le troisième ; la même chose se remarque pour les plantes élevées dans l'eau, dont les racines sont parfaitement intactes.

Différentes causes pouvant agir sur les oscillations dans des sens différents, les observations ne donneront qu'une image incomplète de chaque variation particulière.

Comme types des oscillations indépendantes de la température et de l'humidité du sol, je prends les exemples suivants dans les tabelles d'Hofmeister.

*Urtica urens* (l. c. tab. I, p. III).

Jours de juin.	Heures.	Température du sol, ° R.	Masse de liquide recueillie à l'heure indiquée en millim. cubes.
17	8 ap. m.	19°	0
	11 »	19°	316,6
18	6 av. m.	19°	335,7
	7 »	19°	625
	8 »	19°	525
	8 $\frac{1}{2}$ »	19°	600
	12 $\frac{1}{3}$ ap. m.	19°	625
	3 $\frac{1}{2}$ »	19°	166
	7 $\frac{1}{2}$ »	19,5°	90
19	9 »	19,5°	133
	6 av. m.	18°	189
	7 »	18°	200
	7 $\frac{1}{2}$ »	18°	200
	12 $\frac{1}{2}$ ap. m.	18°	180

*Solanum tuberosum* (l. c. XI).

C'est moi qui ai fait les observations suivantes, par un temps pluvieux à Tharandt: des tiges furent coupées à ras du sol, et sur chaque section un tube de verre perpendiculaire fut fixé au moyen d'un anneau de caoutchouc. Un peu d'eau était versée dans le tube et son niveau marqué 0. De temps en temps le tube était vidé jusqu'à ce point au moyen d'une pipette. J'ai donné à ce tableau la forme de ceux d'Hofmeister.

Jours.	Heures.	Tempér. du sol. ° R.	A		B	
			Écoulem. en mill. cub.		Écoulem. en mill. cub.	
			En tout.	Par heure.	En tout.	Par heure.
29 juill.	7 ap. m.	9°	0	0	0	0
30 "	7 av. m.	9°	9812,5	817,7	7068	589
	7 1/2 "	9°	549,5	1099	883,5	1767
	9 "	11°	3768	2512	4240,8	2827,2
	11 1/2 "	17°	5102,5	2042,2	4947,6	1979
	2 ap. m.	18°	3375,5	1350	2297	918,8
			(288 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)			
	6 "	14°	4710	1177,5	2473,8	618,4
	8 "	13,2°	2198	1099	1060	530
31 "	6 av. m.	10,2°	15621,5	1487	9718,5	925,5
	8 "	10,3°	3140	2093,3	2473,8	1649
	10 "	11°	4317,5	2158,5	3710,7	1855
	12 "	11°	3925	1962,5	3176,6	1585
	5 1/2 ap. m.	11°	7850	1427	4771	867,5
			(245 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)		(265 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)	
	8 1/2 "	11°	4710	1570	3534	1174,6
1 août.	5 av. m.	9,9°	11225,5	1438	8481,6	997,8
	8 "	9,8°	8467	1622,6	4417,5	1472,5
			(265 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)			
	3 ap. m.	11,3°	10205	1472	8128	1161
	6 "	11°	2983	994	1943,7	648
	7 1/2 "	10,5°	1727	1151	706,8	471
	8 1/2 "	9°	549,5	549,5	353	353
2 "	7 av. m.	9,3°	7536	717,7	6008	572
	9 "	10,5°	2747,5	1373,7	2650,5	1325
	2 ap. m.	15,4°	7145,5	1423	5301	1060
3 "	7 av. m.	10,5°	17191,5	1011,2	10602	623,7
			(345 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)			
	10 "	13,5°	5495	1831,6	5831	1943,6
	12 1/2 ap. m.	15,5°	4553	1821	3888	1555,5
	3 "	16°	4082	1633	3009	1203
			(367 <sup>mm</sup> au-dessus de 0)			
	6 "	15°	4317,5	1439	5301	1767
	7 1/2 "	10,5°	1648,5	1099	1590	1060
4 "	6 1/2 av. m.	10,5°	12874	1170,4	16610	1510

## b. Transmission de l'eau à travers le bois.

§ 60. Le courant d'eau qui traverse une plante (soit qu'il s'élève vers les feuilles qui transpirent, soit qu'il s'écoule par une section de la tige, soit que dans un rameau coupé il soit absorbé par la surface de section et dirigé vers les feuilles) passe à travers le corps ligneux<sup>1</sup>; l'effet est le même, que celui-ci soit compact comme dans les dicotylédones, ou composé de faisceaux isolés, dispersés dans la moelle comme chez les monocotylédones ou les cryptogames supérieures. Cette donnée s'appuie sur des preuves parfaitement positives : 1) Le courant ascendant continue sans interruption, lorsqu'on retranche en un point la moelle et l'écorce en laissant le corps ligneux intact; si, au contraire, c'est celui-ci qu'on attaque, les feuilles se fanent à mesure qu'elles transpirent<sup>2</sup>. 2) Les faisceaux des plantes vasculaires aquatiques submergées, monocotylédones ou dicotylédones ne renferment pas d'éléments ligneux proprement dits; ces végétaux ne transpirent pas, ne sont pas traversés par un courant d'eau; l'organe destiné à le conduire n'a donc pas de raison d'exister<sup>3</sup>. 3) Lorsque l'eau s'échappe d'une tige, chassée par la force des racines ou par une élévation de température, on la voit sortir directement des éléments du bois.

L'endosmose, dans le sens ordinaire de ce mot, doit être entièrement exclue des causes qui mettent l'eau en mouvement dans le corps ligneux; les conditions nécessaires pour cela manquent dans le bois; il faudrait que chaque cellule attirât par endosmose, l'eau de celle qui est placée immédiatement au-dessous d'elle; la concentration de la sève devrait donc augmenter à mesure qu'on s'élève le long de la tige<sup>4</sup>; tel n'est point le cas. De plus, si l'on place le sommet d'un rameau dans l'eau, et que sa base organique soit pourvue d'une surface de transpiration, le liquide s'élèvera dans le bois en sens inverse; cela serait impossible si son mouvement était dû à

<sup>1</sup> Il est évident, ainsi que je l'ai déjà donné à entendre, que l'endosmose occasionne aussi des mouvements dans les liquides de tous les autres tissus.

<sup>2</sup> H. v. Mohl, *Die veget. Zelle*, p. 230.

<sup>3</sup> La même chose se passe chez les mousses et les lichens vivants à l'air, qui peuvent être entièrement desséchés et ensuite absorber l'eau par tous les points de leur surface; de même pour beaucoup de champignons coriaces ou ligneux.

<sup>4</sup> Unger (l. c.) et Mohl (*veget. Zelle*, p. 235) ont déjà positivement déclaré que l'ascension de la sève dans le bois ne peut point être expliquée par l'endosmose; Meyen (*Physiol.* II, 46) a aussi cherché à réfuter la théorie de Dutrochet.

l'endosmose. Enfin, les éléments ligneux sont souvent dénués des principes qui agissent le plus directement sur l'endosmose, et ceux qui sont munis de ponctuations aérolées ne peuvent posséder cette propriété à aucun degré, puisque celles-ci sont ouvertes<sup>1</sup>. Ils forment un système de cavités communiquant les unes avec les autres, dont les parois sont susceptibles de s'imbiber.

L'endosmose mise de côté, nous pouvons déterminer quatre causes qui agissent sur l'ascension de la sève dans les cellules ligneuses :

1) La force des racines pousse l'eau dans les cavités du corps ligneux, jusqu'à ce que la hauteur de la colonne liquide lui fasse équilibre; toute oscillation de cette force fera monter ou descendre l'eau.

2) Les cavités du bois sont assez étroites pour agir comme des capillaires d'une grande énergie; les observations de Jamin et d'Hofmeister ont montré les effets énormes que peut produire cette cause dans le corps ligneux. La présence de bulles d'air dans les cavités est de grande importance. Jamin a cherché à réaliser dans un appareil ces différentes conditions; il a employé un tube de verre formé d'une succession d'étranglements et d'élargissements; les premiers renfermant de l'eau et les seconds de l'air; l'attraction capillaire du liquide pour les parois de verre était si forte qu'il résistait à une pression de deux atmosphères. Ce fait aide à comprendre pourquoi l'eau ne s'échappe pas des cavités d'un arbre élevé, lorsqu'on coupe le tronc à la base; elle n'y forme pas une colonne continue, mais est partagée en un nombre infini de gouttelettes soumises à l'attraction capillaire, et ainsi n'exerce pas une pression proportionnelle à sa hauteur. Tel n'est point le cas chez les plantes dont la tige est traversée par de larges vaisseaux (vignes, lianes des tropiques<sup>2</sup>). Les colonnes d'eau ainsi formées s'écoulent lorsque la tige est coupée à sa base. Dans ces végétaux, c'est la force des racines qui doit faire équilibre au poids de la colonne d'eau. On peut même expliquer la présence de gouttelettes d'eau dans les parties les plus élevées des arbres, sans faire intervenir la force capillaire; toutes les cavités sont saturées de vapeur d'eau qui provient des parois cellulaires imbibées; par un abaissement de température, cette vapeur pourra se

<sup>1</sup> Dippel, Bot. Zeitung, 1860, p. 329. Schacht, « De maculis in plantarum vasis, cellulisque lignosis. » Bonn, 1860. Hofmeister a prouvé expérimentalement l'ouverture des ponctuations en filtrant de la gomme mêlée de blanc de zinc à travers du bois de pin: elle resta trouble (Flora, 1862, p. 139)

<sup>2</sup> Phytocrene, espèce de *Cyssus*. v. Mohl, Veget. Zelle, p. 232.

condenser comme la rosée; les gouttelettes ainsi formées se maintiendront par adhésion à la place où elles ont été produites; l'air n'étant que très-difficilement chassé de l'intérieur des cellules ligneuses, il ne se formera pas ainsi une masse d'eau compacte, et l'arrangement de gouttes d'eau et de bulles d'air décrit par Jamin et Montgolfier se trouvera exactement reproduit, même si auparavant l'évaporation avait emmené tout le liquide contenu dans les cavités de la partie inférieure de la tige.

3) Il faut distinguer l'influence de l'*imbibition* des membranes, des effets capillaires dans les cavités du corps ligneux. Prenons le cas le plus simple, celui où toutes les cavités d'une plante vivante sont entièrement dépourvues d'eau et remplies seulement d'air (ainsi que cela arrive souvent pendant les sécheresses de l'été); l'imbibition des parois ligneuses suffira à faire monter l'eau depuis les racines jusqu'à une certaine hauteur, et à couvrir en quelque mesure les pertes occasionnées par la transpiration des feuilles. Toutes les parois dans toute la hauteur de la plante sont donc baignées d'eau d'imbibition (il n'est point nécessaire qu'elles soient saturées); les cellules supérieures se trouvent en communication immédiate avec les cellules parenchymateuses des feuilles dont le contenu est endosmotique. Lorsqu'une partie de l'eau de ces dernières a été perdue par transpiration, elles en tirent de la nouvelle, des parois les plus voisines (par endosmose et imbibition combinées). Celles-ci en enlèvent à leur tour aux parois situées plus bas qu'elles-mêmes (par imbibition seulement), et l'effet se propage peu à peu jusqu'aux cellules qui communiquent directement avec les racines ou avec une surface de section plongée dans l'eau. Hales considérait l'imbibition comme la cause unique de l'ascension de la sève. Mais c'est Jamin qui, le premier, a montré par des expériences que cette force peut suffire pour expliquer un grand nombre des phénomènes qui nous occupent. Hofmeister, en s'appuyant sur d'autres faits, a rendu à cette cause importante du mouvement de l'eau dans le bois, sa place légitime, tandis que depuis Dutrochet on s'attachait surtout à l'endosmose et à la capillarité des cavités ligneuses<sup>1</sup>.

4) J'ai recherché dans les oscillations de la température une

<sup>1</sup> A l'occasion du travail d'Hofmeister, Flora, 1862, p. 100, je remarquerai qu'il faut éviter de désigner sous le nom de capillarité, l'imbibition dans les substances organiques; ces deux propriétés sont très-rapprochées l'une de l'autre, mais on est si habitué à désigner sous ce nom de capillarité, l'effet de cavités visibles, qu'on introduirait évidemment des confusions en appelant ainsi les pores moléculaires invisibles d'une membrane.



autre cause du mouvement de l'eau à travers le corps ligneux ; Hofmeister a montré que c'est par l'entremise des bulles d'air alternant avec des gouttes d'eau dans l'intérieur des cavités, que cette influence se fait sentir ; toute élévation de température dilate fortement les bulles d'air ; celles-ci chassent l'eau devant elles, et finissent par la faire sortir si le corps ligneux offre quelque part une lésion. — Les bulles d'air, en se refroidissant, se contracteront, l'eau prendra leur place, et si l'absorption est possible en un point, il en pénétrera de nouvelle. Si la tige est intacte et le corps ligneux fermé de toute part, les changements de température y produiront une tension positive ou négative ; en se refroidissant, une partie du corps ligneux absorbera l'eau des points plus fortement échauffés, et en s'échauffant elle-même, la cèdera à son tour. Si l'on échauffe une tige ou un rameau coupé, l'eau jaillira hors de la surface de section : on confondait autrefois ce phénomène avec l'effet de la force des racines ; j'ai cherché à distinguer les différents cas. Les pleurs proprement dits ne dépendent pas d'une élévation de température, mais d'une température stable suffisamment élevée ; ils fournissent en peu de temps une masse de liquide qui ne pouvait pas être contenu dans l'intérieur des tissus, qui même dépasse souvent le volume de la racine entière ; l'écoulement, qui n'est dû qu'à une élévation de température, n'atteint jamais plus de 2 à 3 % du volume de liquide contenu dans le bois.

Il est hors de doute que, par la combinaison de ces quatre causes, l'eau ne puisse monter jusqu'au sommet des végétaux les plus élevés, tels que le *Wellingtonia gigantea* ou certains palmiers. Le problème de l'ascension de la sève peut donc être considéré comme résolu au moins dans ses points essentiels <sup>1</sup>.

α) Il me paraît superflu d'insister sur les faits qui prouvent que le corps ligneux est bien l'organe conducteur de la sève ; personne possédant les moindres connaissances physiologiques ne met maintenant la chose en doute. Hales et Du Hamel ont été les premiers à l'établir positivement. Il est également admis que les vaisseaux, suivant la quantité de sève contenue dans la plante et suivant l'énergie de la force des racines, contiennent tantôt de l'air, tantôt de l'eau, tantôt tous les deux (Rominger, Bot. Zeitg., 1848). En tous cas, ces organes ne sont point indispensables à l'ascension de la sève, ainsi que le prouve le bois des Conifères. D'après Dutrochet <sup>2</sup>, dans les bois qui ont un duramen (bois de cœur), c'est l'aubier seul qui est

<sup>1</sup> V. H. v. Mohl, Die veget. Zelle, p. 233. Hofmeister, Flora, 1862. Brücke, Pogg. Ann. Band LXIII, 204. Dassen, Froriep's Notizen, 1846, XXXIX, 129.

<sup>2</sup> Mémoires, I, 372-376.

traversé par l'eau (chêne, pommier); dans les autres, c'est le corps ligneux tout entier (peuplier, bouleau, charme, érable). On n'exerce aucune influence sur le courant en enlevant un anneau d'écorce, tandis qu'on l'arrête immédiatement si l'on prolonge la section jusqu'au bois de cœur.

Dutrochet a montré que, lorsque la vigne pleure, les gros vaisseaux renferment une colonne d'eau continue, qui est poussée en haut par la force des racines (Mém. I, 370); en effet, lorsqu'on entame une tige à une certaine distance au-dessous de la surface de section, ce n'est qu'au-dessus de ce point que les pleurs s'arrêtent. — Bien que chez les monocotylédones, le courant d'eau suive généralement la direction des fibres, il peut cependant se mouvoir latéralement et dans le sens horizontal; les expériences de Hales ont montré qu'en aucun cas l'interruption des vaisseaux continus n'arrête le courant. Par exemple, un rameau de chêne entamé en deux points opposés jusqu'à la moelle transpira en deux jours et deux nuits 13 onces d'eau (Statical essays, chap. IV). Des expériences analogues réussirent fort bien sur un rameau de cerisier (portant quatre entailles) et sur des branches encore attachées à l'arbre. Dans ce dernier cas, c'est la fraîcheur des feuilles qui indiqua que le courant n'était pas interrompu (l. c., p. 129).

5) C'est encore Hales qui a fourni la preuve principale contre l'idée que la sève passe d'une cellule à l'autre par endosmose, en montrant que l'eau traverse le corps ligneux tout aussi facilement dans un sens que dans l'autre. Il plongea la partie supérieure d'un rameau de pommier dans l'eau, après en avoir retranché le sommet. Les feuilles latérales restèrent parfaitement fraîches, et en trois jours et deux nuits il y eut 4 livres 2  $\frac{1}{2}$  onces d'eau absorbées. Les feuilles d'un rameau analogue qui ne trempait pas dans l'eau se fanèrent complètement dans le même temps (Stat. essays, I, p. 131). Les expériences de Hales sur le renversement de rejetons de saule sont bien connues.

7) Quant aux véritables causes de l'ascension de l'eau à travers le bois, je les ai déjà fait suffisamment connaître; il me reste seulement à exposer les faits sur lesquels s'appuie cette théorie.

1) Pour la force des racines, je n'ai rien à ajouter à ce que j'ai dit dans le paragraphe précédent.

2) La capillarité des cavités intérieures du bois ne peut jamais être la cause directe qui fait jaillir l'eau de la surface de section; ce phénomène est dû à la force des racines, ou à la dilatation de l'air sous l'influence de la chaleur, ou au poids de la colonne liquide que renferment les grands vaisseaux (lorsque la surface de section est tournée en bas). Par contre, la force capillaire joue un rôle important lorsqu'il s'agit de faire monter l'eau à travers le corps ligneux, de la répandre dans son intérieur et de la maintenir à une certaine hauteur malgré son poids. L'extrême ténuité des capillaires du bois suffirait déjà pour élever à une hauteur considérable, une colonne d'eau continue; mais, en outre, la présence de bulles d'air dans le corps ligneux facilite beaucoup ce phénomène, ainsi que je l'ai déjà remarqué. Ce n'est pas Jamin mais, suivant Meyen (Phys. II, 81), Montgolfier qui a attiré le premier l'attention sur l'importance de ce fait. « Les expériences de Montgolfier ont montré qu'on peut élever l'eau jusqu'à une hauteur presque infinie, au moyen d'une force très-peu considé-

nable, si l'on diminue la pression de la colonne liquide en l'interrompant de place en place. On a ainsi toute raison de supposer que ce principe doit servir à expliquer l'ascension de la sève à travers les cellules et les vaisseaux des plantes; les communications de ces organes les uns avec les autres ne sont ordinairement pas en droite ligne, et en chaque point la pression perpendiculaire de la sève rencontre des obstacles. » Mais c'est bien à Jamin que nous devons la partie la plus essentielle de nos connaissances sur ceux des phénomènes capillaires qui peuvent trouver leur application dans le corps ligneux<sup>1</sup>. Si on aspire à une extrémité d'un tube capillaire, tandis qu'à l'autre on applique et on enlève alternativement le doigt humide, on fait pénétrer dans le tube des gouttes d'eau qui alternent avec des bulles d'air. D'abord elles parcourent le tube avec une grande rapidité: puis, à mesure que leur nombre augmente, elles se ralentissent et finissent par cesser entièrement de se mouvoir sous l'influence de la succion: si une extrémité du tube est soumise à une pression atmosphérique énergique, ce ne sont que les gouttes les plus voisines qui reculent d'une manière sensible; les suivantes bougent à peine, et les plus éloignées restent parfaitement tranquilles. Leur adhésion aux parois est si forte que, pendant quatorze jours, les plus éloignées de l'extrémité sur laquelle s'exerçait une pression de 3 atmosphères ne cédèrent pas du tout. De même, dans un capillaire perpendiculaire, on peut maintenir sans qu'elle s'écoule une colonne d'eau, d'autant plus haute qu'elle est plus souvent interrompue par des bulles d'air. Dans un tube dans lequel des parties plus larges alternent avec des parties plus étroites (tube en chapelet), l'eau se maintient énergiquement dans les dernières, lorsque les premières renferment de l'air. Dans un tube pareil muni de huit rétrécissements, les gouttes d'eau résistèrent à une pression de 2 atmosphères. Si dans un tube en chapelet rempli entièrement d'eau, on fait pénétrer des bulles d'air, la résistance augmente beaucoup dès que la colonne liquide est interrompue. Si au contraire on rend continue par pression une colonne d'eau qui était d'abord interrompue, elle s'écoule sans le moindre effort. D'après ces données, si nous imaginons un arbre dont toutes les cavités soient remplies d'eau formant une colonne continue, celle-ci cherchera à s'écouler et exercera sur les cellules inférieures une pression proportionnelle à la hauteur de la tige. Mais dans les plantes ligneuses vivantes, cet état ne se présente pour ainsi dire jamais et, en tous cas, fait bientôt place à une condition plus favorable. Si les cellules inférieures résistent à la pression à laquelle elles sont soumises, la transpiration au sommet emmènera bientôt beaucoup d'eau: l'air pénétrera dans les espaces les plus larges: la colonne liquide, d'abord continue, sera brisée en un nombre infini de fragments: les gouttelettes qui remplissent les angles aigus des cellules, et les canaux étroits par lesquels celles-ci communiquent n'exercent plus aucune pression; chacune résiste à son propre poids par adhésion. C'est Hofmeister qui a démontré que les conditions de l'expérience de Jamin se réalisent dans le bois (Berichte der k. Sächs. Ges. der Wiss. 1857). « Les vaisseaux et les cellules de la vigne, de l'érable, du bouleau, du platane et d'autres plantes, les cellules des conifères contiennent en

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1860, L. 172.

hiver (jusqu'au milieu de mars) des bulles d'air dans un liquide qui revêt d'une couche mince leurs parois; il est un peu plus abondant dans les cellules, et remplit entièrement leurs extrémités rétrécies. »

3) *Imbibition des parois des cellules.* On entend par imbibition la pénétration de l'eau dans les pores moléculaires invisibles d'un corps; c'est évidemment une forme de la capillarité. Plus les pores seront étroits, plus la force de l'imbibition sera considérable; elle sera toujours bien plus énergique que celle de la capillarité dans des cavités visibles. En mesurant cette dernière dans des tubes très-étroits, on peut donc à peu près se rendre compte de l'influence que l'imbibition peut acquérir. Il est souvent difficile de déterminer si un phénomène doit être attribué à la capillarité ou à l'imbibition: par exemple, dans les expériences suivantes de Jamin <sup>1</sup>, l'extrémité ouverte d'un manomètre fermé est fixée à un bloc de craie, de pierre lithographique ou de bois, ou à une masse de blanc de plomb, d'oxyde de zinc, de fécule. La substance poreuse est plongée dans l'eau; celle-ci pénètre dans les pores et en chasse l'air, qui s'introduit en partie dans le bras ouvert du manomètre et continue à y être comprimé par le liquide; au bout de quelques jours, la pression peut atteindre plusieurs atmosphères (6 dans la fécule). Comme l'air s'échappe par les canaux les plus larges, et comme ces capillaires se comportent tout à fait comme les tubes en chapelet dont nous avons parlé, la force appréciable au manomètre n'est peut-être qu'une fraction de celle avec laquelle l'eau est absorbée <sup>2</sup>. D'après Jamin, l'eau qui pénètre dans un corps poreux est comprimée, et en même temps elle exerce une pression qui tend à en agrandir le volume. On peut rapprocher cette idée d'une observation de Babo, d'après laquelle de la chaleur serait mise en liberté par l'imbibition de l'eau. J'ai vu moi-même le thermomètre s'élever de 2° C. dans de la fécule saturée avec de l'eau exactement à la même température qu'elle. Cet échauffement montre également avec quelle énergie les forces moléculaires agissent dans l'imbibition.

En même temps que l'eau, beaucoup des substances qu'elle tient en dissolution peuvent pénétrer dans les parois des cellules, puis se répandre dans les tissus par diffusion. C'est de là que vient la coloration du bois lorsqu'il absorbe un liquide coloré par une surface de section ou par des racines mortes (les racines vivantes ne laissent pas passer beaucoup de substances colorées, ainsi que l'ont montré Link et Seguin: Meyen, Phys.

<sup>1</sup> Jamin a constamment fait ces expériences et celles dont je parlerai dans la suite, en les rapportant à l'organisation des plantes; et leurs résultats sont parfaitement clairs pour tout ce qui tient à la circulation de la sève dans le bois. Je regrette de ne pouvoir entrer dans les considérations théoriques au sujet de la force capillaire, que lui ont suggérées les influences si puissantes de l'imbibition.

<sup>2</sup> Les premières expériences de Hales faites dans cette direction (*Statical Essays*, p. 104, 9<sup>me</sup> édition), et la théorie qu'il a basée sur elles, sont, ainsi qu'Hofmeister l'a fait ressortir (*Flora*, 1862, p. 100), une preuve de ce qu'on doit à ce savant dans le champ de la physiologie. La théorie était cependant peu claire et pendant plus de cent ans n'a pas fait faire de progrès à ceux qui la connaissaient. Il faut attribuer cela surtout au fait que Hales n'a pas distingué l'action capillaire des cavités du bois, visibles au microscope, de l'imbibition des parois. Les découvertes de Grew lui permettaient cependant déjà de le faire.

II, 25). Ces expériences prouvent seulement que certaines membranes peuvent absorber les matières colorantes et les faire ainsi pénétrer dans le bois; parce qu'une cellule ne se colore pas, il ne faut point croire que nécessairement elle ne joue aucun rôle dans le transport de la sève; si elle est vivante, elle peut fort bien échapper à l'influence meurtrière de la matière colorante et n'absorber que de l'eau. En négligeant cette dernière remarque, on a parfois mal interprété des expériences faites avec des liquides colorés souvent vénéneux; elles prouvent seulement la capacité des cellules mortes (cellules ligneuses) de se colorer en fixant dans leurs parois certaines substances, et montrent en même temps l'énergie de l'imbibition, puisque la coloration s'étend souvent à une grande hauteur. Parmi le très-grand nombre d'expériences faites dans cette direction<sup>1</sup>, j'en citerai une de Hartig (Bot. Zeitung., 1853, p. 313). Il perça au moment de l'ascension de la sève, dans des troncs d'arbre, deux canaux en croix. Il boucha trois des ouvertures, et fixa à la quatrième un vaisseau rempli de pyrolignite de fer; la solution remplissait les canaux, et pouvait de là pénétrer dans les parois. Elle s'éleva jusqu'aux derniers rameaux, suivant perpendiculairement la direction des fibres (40 pieds). Entre les canaux le bois était incolore. L'eau et les principes nutritifs peuvent pénétrer dans les parois des cellules aussi bien que la solution colorée, et lorsque les cellules supérieures perdent par évaporation une partie de leur eau d'imbibition, elles en tirent des cellules placées plus bas, celles-ci des suivantes, etc.; un courant de bas en haut pourra ainsi s'établir.

Ce que nous connaissons de la diffusion met hors de doute la possibilité d'un mouvement de l'eau dans les pores moléculaires des membranes; Meyen en a déjà parlé, mais d'une manière incomplète (Phys. II, 50-53). Hofmeister a traité dernièrement ce sujet (Flora, 1858, p. 3, et 1862, p. 108). Il a montré que la quantité d'eau chassée dans les cavités ligneuses d'une plante en pleine végétation par la force des racines, est souvent très-loin de suffire à couvrir les pertes occasionnées par la transpiration<sup>2</sup> (*Urtica urens*  $\frac{1}{6}$ ). Il faut donc qu'une autre force agisse en même temps; c'est probablement l'évaporation qui, tendant à dessécher les tissus, les force à absorber par imbibition de l'eau d'en bas. On comprend ainsi pourquoi, dans toute plante qui transpire un peu, chaque blessure faite au bois absorbe avidement l'eau qu'on met à sa portée. Les tissus appauvris et en partie desséchés par la transpiration attirent à eux l'eau, soit par la force capillaire, soit par imbibition. Puisque les plantes intactes ne souffrent pas non plus de la transpiration, elles doivent être traversées des racines à la couronne par un courant qui n'est produit ni par la force des racines, ni par l'endosmose: on ne peut donc pas l'expliquer autrement que par l'imbibition des parois des cellules, dans lesquelles l'eau se meut constamment dans la direction du point où elle est utilisée (éva-porée).

<sup>1</sup> Bonnet (Usage des feuilles) avait distingué la perméabilité des tissus pour l'eau et pour les matières colorantes. Du Hamel, Phys. des arbres, II, 283; Hartig, Bot. Zeitung, 1858, p. 311, 1861, p. 22; Hoffmann, Bot. Zeitung, 1848, p. 377; Rominger, Bot. Zeitung, 1843; Cotta, Naturbeobachtungen, u. s. w. Weimar, 1806.

<sup>2</sup> Flora, 1862, p. 108.

Une des expériences de Jamin <sup>1</sup> donne une image assez claire du mouvement de l'eau à travers un corps solide imbibant. Il remplit deux vaisseaux poreux de gypse trituré, et lie leurs orifices l'un à l'autre par un tube de verre long de 1,2 m., également rempli de gypse pulvérisé. Un des deux vases est plongé dans l'eau ou dans du sable humide; il absorbe du liquide; celui-ci monte à travers le gypse du tube de verre pour aller s'évaporer à la face extérieure du second vaisseau; cela dure jusqu'à ce que le sable soit complètement desséché. Un courant continu traverse donc une substance à pores extrêmement fins, et le manomètre montre que l'eau y est soumise à une pression atteignant souvent plusieurs atmosphères. Ainsi l'idée de Böhm que l'eau s'élève grâce à la pression atmosphérique tombe d'elle-même. Elle se fondait sur des expériences analogues faites sur du bois mort.

D'après le plan que nous trace l'expérience de Jamin, nous pouvons en expliquer une analogue de Hartig (*Bot. Zeitg.*, 1863, p. 303). Des morceaux de bois de sapin fraîchement coupés, longs de  $\frac{1}{2}$  pouce à 4 pouces et larges de  $\frac{1}{4}$  pouce à 2 pouces, sont fixés avec une solution de gomme laque dans l'alcool à des tubes de verre ouverts par les deux bouts, longs de 4 à 6 pouces; le disque de bois est placé de manière à boucher hermétiquement une des ouvertures du tube. Ce dernier est rempli d'eau, et fermé par un bouchon à travers lequel passe un long tube également rempli d'eau qui, à son extrémité inférieure, plonge dans du mercure. A mesure que le disque de bois perdait de l'eau par évaporation, il en tirait du tube, et celle-ci était remplacée en bas par du mercure. Le métal s'éleva jusqu'à 0,6 m. De l'air étant alors sorti du bois, formait une couche à sa face inférieure et empêchait par conséquent toute imbibition <sup>2</sup>.

C'est de la même manière qu'il faut expliquer l'absorption de l'eau par des rameaux feuillés dont la surface de section plonge dans le liquide. La capillarité des vaisseaux et des cellules joue peut-être bien un certain rôle, mais, comme je le montrerai plus loin, l'air n'en est que très-difficilement chassé, et le courant d'eau qui se dirige vers les feuilles doit surtout passer à travers les parois des cellules. Hales a déjà montré, dans le second chapitre de ses « *Statical Essays*, » que l'eau est absorbée par les rameaux feuillés avec une force ascensionnelle considérable; il fixait la surface de section dans un tube de verre rempli d'eau qui, à son extrémité inférieure, plongeait dans du mercure; celui-ci montait dans le tube à mesure que l'eau s'évaporait, et indiquait ainsi la force absorbante du bois; dans la pratique, le mercure s'élève fort peu, et l'on est loin d'avoir mesuré le maximum de la force d'imbibition. En effet, la colonne mercurielle exerce une attraction de haut en bas; grâce à elle, l'air pénètre par les stomates dans les vaisseaux, et de là dans le tube de verre; l'expérience est ainsi arrêtée. Je montrerai dans le chapitre suivant que cette explication de la pénétration de l'air est bien exacte.

4) Mouvements de l'eau dans le bois, lorsque la température change,

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1860, p. 313 et 386.

<sup>2</sup> « Ueber die Ursache des Saftsteigens. » *Sitzungsber. der kais. Acad. d. Wiss.* Wien, 1863, XLVIII. Bischoff a émis une idée semblable qui a été réfutée par H. v. Mohl (*Die Veget. Zelle*, p. 234).

occasionnés par la dilatation et la contraction des bulles d'air. J'ai montré (Bot. Zeitg., 1860, p. 253) que les bois d'espèces les plus diverses, soit frais, soit partiellement desséchés, soit complètement saturés d'eau par une immersion prolongée, laissent échapper du liquide si la température s'élève, et en absorbent si elle s'abaisse. Ce phénomène se réalise tout aussi bien, que la section par laquelle l'eau s'échappe, soit dans l'air ou plongée dans l'eau. Le liquide se meut toujours dans l'intérieur du bois, de la partie la plus chaude vers la plus froide. Si l'on plonge l'extrémité d'un rameau dans de l'huile chaude, l'eau s'échappe uniquement par la partie supérieure et point du tout par celle qui est submergée. Le meilleur moyen d'observer ces phénomènes est de prendre, au printemps, des rameaux frais de 20 à 30 cent. de long et de 2 à 3 cent. de diamètre, et de les plonger dans de l'eau à + 20 ou 25° C., de telle façon qu'une des extrémités dont la coupure soit bien franche s'élève au-dessus du niveau; l'eau ne tarde pas à sortir du bois, et se rassemble en une grosse goutte sur la surface de section, en même temps que des deux bouts s'échappent de nombreuses petites bulles d'air. Si maintenant on place le rameau exactement dans la même position dans l'eau de 0° à + 4° C., on verra bientôt l'eau qui était sortie rentrer dans le bois, de telle sorte que la surface de section finira par être parfaitement sèche. Pour apprécier les quantités de liquide déplacé, il suffit de plonger les morceaux de bois alternativement dans l'eau chaude et dans l'eau froide, de les essuyer soigneusement et de les peser chaque fois. Je pris, par exemple, sur des arbres qui venaient d'être coupés des disques de la tige. Bouleau : le disque portait 24 couches concentriques, et avait 27 cent. de diamètre; épaisseur, 2 cent.; il fut écorcé. Hêtre pourpre : 26 couches concentriques; 26 cent. de diamètre, 2,2 cent. d'épaisseur; l'écorce fut laissée intacte. Chêne : 40 couches concentriques : 6 d'aubier et le reste de bois de cœur; diamètre, 27 cent.; épaisseur, 2,3 cent. Après l'expérience, je déterminai le poids sec du bois et construisis ainsi les tables suivantes.

100 grammes de bois frais supposé sec absorbent les quantités d'eau qui suivent :

Durée de l'immersion.	Température de l'eau. ° R.	Eau en grammes.		
		Bouleau.	Hêtre.	Chêne.
5 heures.	0°	75,594	69,651	82,670
1/4 »	24°	74,045	67,580	82,086
1/4 »	26°	74,045	67,580	82,086
1/4 »	0°	79,692	72,899	84,712
16 »	0°	82,917	75,604	86,755
1/2 »	24°	79,959	72,628	85,879
1/2 »	24°	79,677	72,110	85,296
1/2 »	0°	83,902	75,475	87,191
4 »	0°	85,451	77,673	87,630
1/2 »	24°	82,494	74,051	86,171

L'eau qui s'échappe lorsque la température s'élève représente toujours une proportion notable de celle que contient le bois, et dépasse de beaucoup la quantité qu'on pourrait attribuer à sa propre dilatation ; dans le bouleau, c'est juste sept fois autant. De plus, elle n'est point proportionnelle à la quantité de liquide que renferme le bois, et est à peu près la même que celui-ci soit presque desséché ou saturé. Toutes ces particularités se rapportent bien à ce que dit Hofmeister (*Flora*, 1862, p. 105), lorsqu'il attribue au changement de volume de l'air l'augmentation ou la diminution de l'eau dans le bois sous l'influence de la température. Dans le travail que j'ai déjà cité, j'ai démontré qu'un grand nombre de phénomènes, qu'on confondait sous le nom de pleurs et qu'on attribuait à la force des racines, sont en réalité dus aux changements de température<sup>1</sup>. C'est, en particulier, le cas lorsque les rameaux commencent à pleurer pendant les jours chauds, et s'arrêtent si le temps se rafraîchit. Dans les tiges enracinées, les pleurs peuvent également être dus, en tout ou en partie, à la dilatation de l'air contenu dans le bois ; ils s'interrompent alors si la température baisse, et ne représenteront jamais qu'une faible proportion du poids de la plante fraîche ; cependant, si la masse du bois est considérable, il pourra s'écouler une grande quantité de sève, comme lorsque les pleurs sont dus à la force des racines. Un bouleau pesant 300 livres environ pourrait très-bien laisser couler par un trou de la tige 1 à 2 livres de sève, sous l'influence d'une élévation de température de 0° à + 14° C., sans que la force des racines y fût pour rien. Je ne sais pas combien, dans la pratique, on peut tirer de sève du bouleau et de l'érable à sucre, et si ces quantités sont assez considérables pour qu'il faille faire entrer la force des racines en ligne de compte. Ces changements de la pression de l'air dans l'intérieur du bois seront naturellement appréciables au moyen d'un manomètre à eau ou à mercure enfoncé dans un trou ou fixé à une section de la tige. Toute élévation de température augmentera la pression en laissant échapper de l'eau ; tout refroidissement la diminuera en absorbant de l'eau. On peut constater ces changements de pression sur le même manomètre qui est destiné à l'observation de la force des racines (voy. Hartig, *Bot. Zeitg.*, 1861, p. 17).

### c. Transpiration.

§ 61. La tendance de l'eau à se transformer en vapeur à sa superficie se retrouve à la surface humide des parois des cellules. Les organes aériens qui sont revêtus d'une cuticule grasseuse, d'une couche d'air adhérente, d'un périoderme, d'une écorce crevascée, etc., ne sont pas dans ce cas. Mais le parenchyme de tous les organes est criblé d'espaces remplis d'air qui communiquent entre eux et avec les vaisseaux, et finissent par venir déboucher aux

<sup>1</sup> Pour les citations de travaux anciens et nouveaux, voyez mon mémoire.



pores des stomates. Toute cellule parenchymateuse est en contact par une partie plus ou moins grande de sa surface avec un de ces espaces intercellulaires, et aussi longtemps que celui-ci n'est pas saturé de vapeur d'eau, l'eau d'imbibition de la membrane s'y évaporera. Grâce à la tension plus ou moins considérable qui régnera toujours dans les espaces intercellulaires, une portion de la vapeur sera constamment chassée par les stomates et par les fissures qui ne manquent jamais de se présenter sur les organes un peu âgés. Les oscillations de la température et de la pression barométrique, en mettant en mouvement l'air renfermé dans la plante, contribueront également à faire sortir une partie de la vapeur ; d'un autre côté, l'état de tension des cellules elles-mêmes favorisera ou empêchera l'évaporation. Si la pression de la sève sur la membrane est considérable, l'eau d'imbibition de celle-ci sera facilement poussée vers l'extérieur et viendra augmenter la proportion d'humidité disponible sur la surface évaporante. De grands espaces intercellulaires augmentent la transpiration parce qu'une plus grande partie des cellules parenchymateuses sont en contact avec eux et que, de plus, ils favorisent le renouvellement de l'air. Le grand nombre des stomates agit dans le même sens. Ces deux conditions se trouvent réalisées dans les feuilles vertes, plus que dans toute autre partie de la plante ; nous pouvons par conséquent les nommer, sans grande inexactitude, organes de transpiration.

Lorsque les cellules du parenchyme des feuilles ont laissé échapper une certaine proportion de vapeur d'eau, leurs membranes sont pauvres en liquide et peuvent regagner leur état normal par deux voies : 1) leur surface interne peut tirer de l'eau directement de la sève ; 2) elles peuvent absorber par imbibition l'eau des membranes des cellules avec lesquelles elles se trouvent en contact. Les éléments ligneux des faisceaux fibro-vasculaires qui traversent la feuille, y amènent l'eau, et c'est à eux que s'adressent d'abord les cellules parenchymateuses qui leur sont voisines ; mais celles qui sont situées un peu plus loin ne peuvent renouveler leur provision d'eau que par l'intermédiaire des précédentes : ce n'est donc pas pour elles seules que ces dernières tirent de l'eau des faisceaux ligneux. Il est possible que ce mouvement de l'eau, depuis le faisceau fibro-vasculaire jusqu'aux cellules les plus éloignées de la feuille soit dû à l'endosmose, c'est-à-dire à l'influence du contenu des cellules ; mais il se peut fort bien aussi que ce transport ait lieu surtout à travers la substance des parois cellulaires : cette

dernière hypothèse trouve un appui dans la rapidité avec laquelle le phénomène s'exécute.

Le nombre des travaux sur la transpiration est immense, et quelques-unes des observations remontent jusqu'aux périodes les plus anciennes de la science. Malgré cela, ou peut-être même à cause de cela, beaucoup de faits fondamentaux sont encore peu connus, et nous ne possédons pas de recherches qui nous permettent une analyse exacte et complète de ce phénomène si compliqué. Lorsqu'on travaille sur des plantes entières, il faut considérer non-seulement l'activité des cellules qui transpirent elles-mêmes, mais encore l'influence des racines, du bois et de nombreuses circonstances extérieures. La plupart des observateurs ont cherché à déterminer la quantité d'eau qui s'échappe pendant la période de végétation sous forme de vapeur, d'une plante ou d'une certaine surface du sol couverte de plantes. Lorsqu'on désire obtenir des valeurs maxima ou minima, ou une moyenne très-approximative, de pareils travaux peuvent être fort utiles ; mais dès que le but qu'on se propose exige des nombres exacts, ils perdent entièrement leur valeur. Lorsqu'on réfléchit à l'immense influence que l'humidité, l'éclairage, la température exercent sur la transpiration, à la grande inégalité de ces trois conditions en divers lieux où la même plante réussit également bien, enfin aux différences qui existent entre une année et une autre, on en vient à se convaincre que la même plante également prospère absorbe et évapore pendant sa période de végétation des quantités d'eau très-variables, suivant certaines circonstances.

Les données générales sur la transpiration, que j'exposerai dans le paragraphe suivant, reposent soit sur mes propres observations, soit sur des travaux que je désignerai chemin faisant, soit sur les ouvrages des auteurs suivants : Mariotte (Essais de physique, I, ess. De la végétation des plantes, 1679, 12, p. 98) paraît être le premier qui se soit occupé de la transpiration des plantes à un point de vue scientifique ; il plaçait des rameaux dans des récipients, sur les parois desquels vient se condenser la vapeur ; l'eau ainsi produite est ensuite recueillie. Guettards (Mém. de l'Acad. des Sc. de Paris, 1748 et 1749) employa plus tard la même méthode pour apprécier l'influence de la lumière sur la transpiration. On sait quel essor les travaux de Hales ont fait prendre à cette partie de la science, et quelle influence ils exercent encore de nos jours (Statical Essays, 1<sup>re</sup> édit., 1726). Bonnet (Usage des feuilles, chap. V) chercha à estimer le rapport de l'évaporation entre les surfaces supérieures et inférieures des feuilles. Les recherches de Senebier n'ont guère fait avancer la question (Physiol. Végét. Genève, vol. IV, chap. VI). Dutrochet, bien que ses résultats ne soient pas à l'abri de tout reproche, pénétra dans certaines questions plus avant qu'aucun de ses prédécesseurs (Mém. pour servir à l'histoire, etc., I, p. 389, etc.). Meyen a donné un résumé critique assez bien fait, mais dans lequel se sont cependant glissées quelques erreurs (Pflanzenphysiologie, 1838, II et III). P. de Candolle dit fort peu de chose sur la transpiration (Phys. végét. Paris, 1832, I, livre II). C'est Unger qui, jusqu'à présent, a donné le meilleur résumé du sujet, en se fondant sur de nombreuses observations originales (Anat. u. Physiol. der

Pflanzen, 1855, § 173. — Sitzungsber der k. Akad. d. Wiss. Wien, Band XLIV, cah. II).

§ 62. *De l'influence des circonstances extérieures sur la transpiration.* α) On admet, en général, que toutes choses égales d'ailleurs, la transpiration est proportionnelle à la surface des feuilles ; cette donnée est incomplète et ne peut être admise qu'à défaut d'une meilleure, à cause de l'hétérogénéité des feuilles et à cause du fait que l'évaporation a lieu dans les espaces intercellulaires et non point à la superficie ; les mêmes objections peuvent être faites à la thèse que la transpiration est proportionnelle au poids ou au volume des feuilles. Ainsi, on ne peut guère espérer d'arriver à des chiffres exacts par la comparaison de différentes feuilles, et tout ce qu'on peut dire dans ce sens repose sur un très-grand nombre d'observa-

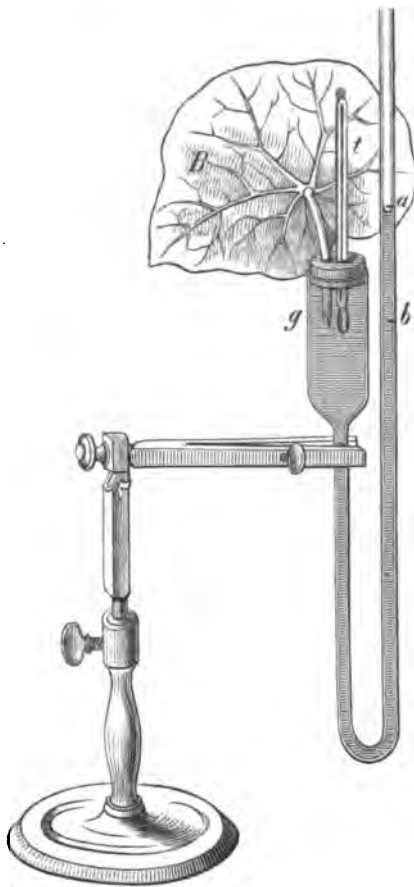


Fig. 25.

tions, plutôt que sur la pénétration d'un observateur en particulier. Il y a déjà un grand pas de fait, lorsqu'on peut faire plusieurs observations avec la même feuille ou avec les feuilles d'une même plante croissant rapidement, pour comparer les effets des différentes circonstances. On peut, dans de pareils cas, utiliser avec avantage l'appareil représenté dans la fig. 25. A travers le bouchon du vase *g* passe la feuille qui transpire et un thermomètre mince *t*. Ce dernier est fixé au moyen d'un onguent mou de manière que l'air ne pénètre pas, mais qu'on puisse le mouvoir. Avant de placer le bouchon, on remplit le tube d'eau ou d'une solution saline. Sur le bras ouvert du tube, on fait deux marques *a* et *b* au-dessus et au-dessous du niveau *g* ; on examine le temps nécessaire pour faire descendre le niveau de l'eau de *a* jusqu'à

*b* en tenant compte de la dilatation indiquée par le degré du thermomètre, ou mieux encore, dans des observations de courte durée, on néglige les variations du thermomètre. Lorsque l'eau est descendue jusqu'en *b*, on fait pénétrer le thermomètre plus profondément dans le vase *g*, jusqu'à ce que le niveau du liquide soit de nouveau en *a*, on examine encore le temps nécessaire pour le faire redescendre en *b*. Si le tube *a b* est étroit et la feuille grande, chaque observation ne dure que quelques minutes; on peut donc en faire un grand nombre en peu de temps, en plaçant l'appareil alternativement à l'ombre et au soleil, dans un lieu sec et dans un lieu humide. Si, au lieu de *g*, on prend une éprouvette à laquelle on fixe latéralement un petit tube manométrique calibré, on pourra placer l'appareil sur une balance et voir au manomètre combien la feuille a absorbé d'eau et à la diminution de poids combien s'en est évaporé. Dans des expériences publiques on peut, en plaçant en *g* une plante entière, faire descendre le niveau de l'eau rapidement et, en remplaçant celle-ci par du mercure, mesurer la force de succion.

Si l'on veut opérer sur une plante entière encore enracinée, il est à la fois plus commode et plus exact d'en prendre un petit exemplaire ayant crû dans un vase de verre léger qu'on place sur la balance. Le vase doit avoir les bords usés et être muni d'un couvercle qui s'adapte bien exactement. Ce dernier doit être percé au milieu et partagé en deux moitiés (pour le passage de la plante). Les ouvertures un peu grandes doivent être revêtues d'un enduit; il faut cependant laisser pénétrer un peu d'air pour que l'absorption des racines soit possible. Il sera souvent convenable de percer le couvercle d'un deuxième trou livrant passage à un petit thermomètre, et même d'un troisième par lequel on arrosera la terre si l'expérience doit durer longtemps.

β) Toutes les circonstances extérieures étant les mêmes, la transpiration d'une feuille ou d'une plante entière n'est point proportionnelle au temps; si l'expérience ne dure qu'un petit nombre d'heures, l'erreur est négligeable, mais si elle s'étend sur plus d'un quart de journée, la proportionnalité n'existe plus, probablement parce qu'il y a dans la plante elle-même des causes occasionnant un changement périodique dans l'énergie de la transpiration. Enfin, si l'on veut faire des observations comparatives sur l'influence des circonstances extérieures durant plusieurs jours, il faudra se rappeler que, pendant ce temps (surtout si la température est élevée),

la surface des feuilles change : il s'en développe de nouvelles ; celles qui étaient très-jeunes grandissent ; cela doit avoir une grande influence sur la transpiration. Dans des cas pareils, il faudra observer plusieurs individus à la fois, placés dans des conditions analogues, et comparer les résultats. Même en prenant ces précautions, il faudra être très-circonspect dans l'énoncé des chiffres.

γ) Les plus anciens observateurs ont déjà remarqué que la surface, le poids ou le volume de différentes feuilles étant égal, la transpiration varie d'une espèce à une autre ; les différences sont souvent considérables. D'une manière générale, on peut dire que les feuilles de plantes qui croissent rapidement, dont la structure est délicate et herbacée, transpirent beaucoup plus ; en peu de jours le poids de l'eau évaporée peut dépasser notablement le poids de la plante fraîche ; les feuilles coriaces et enveloppées d'une cuticule résistante des plantes toujours vertes, celles qui sont épaisses et succulentes transpirent beaucoup plus lentement.

δ) Aux différences d'organisation entre la face supérieure et inférieure des feuilles sont liées des différences dans l'énergie de la transpiration ; ce fait, découvert par Bonnet<sup>1</sup>, a été confirmé par Unger<sup>2</sup> et par Garreau<sup>3</sup>. Ces deux derniers observateurs n'ont pas reconnu de proportionnalité entre le nombre des stomates sur les deux faces et l'énergie de la transpiration ; ce sont plutôt les pores de la face inférieure qui paraissent avoir de l'influence. D'ailleurs, tous ces rapports sont si compliqués, qu'on ne pourrait pas s'attendre à rencontrer une proportionnalité exacte ; si, d'ailleurs, les stomates servent d'orifice pour la sortie de la vapeur d'eau, celle-ci prend naissance dans les espaces intercellulaires ; la forme et la grandeur de ces derniers exerceront donc une grande influence. Voici quelques-uns des résultats de Garreau :

	Rapport du nombre des stomates.	Rapport dans la transpiration.
Atropa Belladonna. . .	dessus . . 10 . . . . .	48
	dessous. . 55 . . . . .	60
Nicotiana rustica . . .	dessus . . 15 . . . . .	57
	dessous. . 20 . . . . .	80
Dahlia variabilis . . .	dessus . . 22 . . . . .	50
	dessous. . 30 . . . . .	100
Canna <sup>^</sup> æthiopica . . .	dessus . . 0 . . . . .	5
	dessous. . 25 . . . . .	35
Tilia europæa . . . . .	dessus . . 0 . . . . .	20
	dessous. . 60 . . . . .	49

<sup>1</sup> Usage des feuilles, V.

<sup>2</sup> L. c., p. 834.

<sup>3</sup> Ann. des Sc. nat. 1850.

Pour ces déterminations et pour d'autres analogues, Garreau employait l'appareil représenté dans la fig. 26. Deux petites cloches tubulées de diamètre égal à la base, *a* et *b*, sont fixées au moyen d'un enduit qui ne soit pas nuisible, à la face supérieure et inférieure d'une feuille. La cloche *b* est portée par le support *h*. A travers les bouchons *K K* passent deux petits manomètres ouverts *q q*; chaque cloche renferme une cupule avec du chlorure de calcium, dont l'augmentation de poids exprime la quantité d'eau qui a été transpirée.

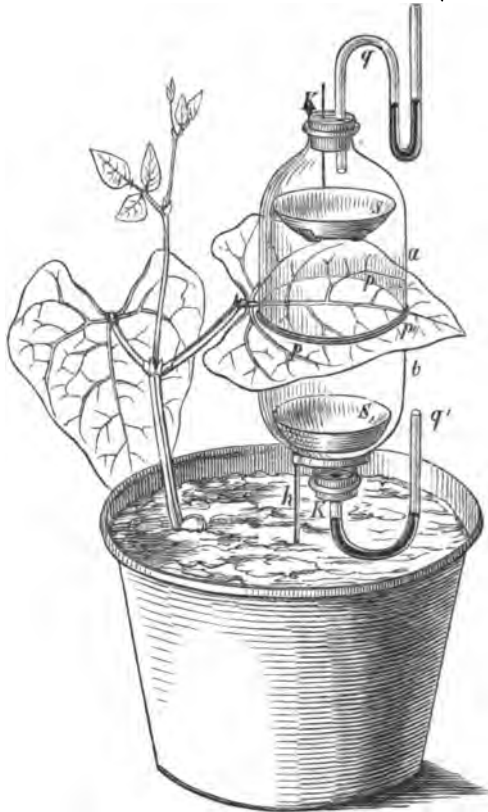


Fig. 26.

e) Il y a évidemment un rapport entre l'énergie de la transpiration et l'âge ou le degré de développement des organes, mais les observations enregistrées à cet égard ne nous permettent pas

de rien dire d'exact à ce sujet; les feuilles très-jeunes et les très-vieilles paraissent transpirer moins sur l'unité de surface que celles qui sont entièrement développées.

ç) Tous les observateurs s'accordent à dire que l'humidité de l'air a une grande influence sur la transpiration des plantes; celle-ci diminue à mesure qu'on s'approche du point de saturation et augmente dès que l'atmosphère se dessèche. Dans certains cas, une plante peut encore transpirer dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau, par exemple si, dans son intérieur, la température est plus élevée que celle de l'air ambiant; la vapeur aura alors une tension plus considérable dans les espaces intercellulaires qu'à l'extérieur; elle s'échappera donc par les stomates pour se condenser ensuite. L'hypothèse d'une température plus élevée à l'intérieur du

végétal paraît bien fondée là où a lieu un dégagement actif d'acide carbonique. Ce phénomène est bien évident dans les spadices des Aroïdées; d'ailleurs, quand même l'élévation de température dans les tissus n'atteindrait que  $\frac{1}{10}$  ou  $\frac{1}{20}$  ° C., elle aurait déjà de l'influence et tous les observateurs s'accordent à en admettre la possibilité. J'ai, il y a déjà longtemps, recommandé la transpiration dans un espace saturé comme un bon moyen de déterminer la chaleur développée par la plante<sup>1</sup>. Mais mes expériences n'étaient point assez nombreuses et l'on m'a objecté avec raison qu'il fallait éviter avec plus de soin que je ne l'avais fait toute oscillation dans la température de l'air. Comme la chaleur produite dans la plante par les transformations chimiques, est absorbée par les liquides du parenchyme, elle tend immédiatement à produire de la vapeur; son appréciation au moyen d'un appareil thermométrique présentera, par contre, de grandes difficultés; la production calorifique pourra être énergique en certains points, mais répandue sur de grands espaces de tissus, cette masse de chaleur pourra être inappréciable à nos instruments. L'aiguille thermo-électrique de Dutrochet aurait besoin, pour dévier d'une quantité de chaleur considérable, lorsqu'on réfléchit que celle-ci est produite dans une couche de cellules, d'une épaisseur peut-être microscopique, entourée d'autres cellules qui ne produisent pas de chaleur. L'exactitude théorique de ces observations est évidente, elle ne pourra être pratiquement prouvée que par des recherches très-exactes; les expériences de Böhm, destinées à combattre mes vues, n'ôtent rien à leur exactitude<sup>2</sup>.

n) La hauteur de la température supposée constante exerce, dans de certaines limites, une influence assez marquée sur la rapidité de l'évaporation; mais nous manquons, à cet égard, de chiffres exacts. Les oscillations de la température ont aussi un effet considérable; si elle s'élève rapidement, l'air deviendra relativement plus sec et la transpiration augmentera; si au contraire elle s'abaisse, l'atmosphère se rapprochera toujours plus du point de saturation, et la vapeur pourra même se déposer en rosée; la transpiration sera ainsi soudainement ralentie.

o) La lumière est un des agents qui agit le plus efficacement sur la transpiration. Mais on ne peut pas dire positivement si elle agit

<sup>1</sup> Sachs, « Eine Methode die Quantitäten der vegetab. Eigenwärme zu bestimmen, » Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. Wien, 1857, XXVI, 826.

<sup>2</sup> Böhm, « Ursache des Saftsteigens in den Pflanzen. » Sitzungsber. der Kais. Acad. der Wiss. Wien, XLVIII, 1863.

par elle-même ou par son union intime avec une élévation de température. Il est facile de constater qu'une plante exposée alternativement au soleil et à l'ombre, transpire beaucoup plus dans la première de ces positions ; l'effet est visible au bout de quelques minutes, mais est peut-être dû à l'échauffement des tissus. Il faudrait, pour arriver à un résultat positif, comparer dans une chambre l'effet de la lumière diffuse et de l'obscurité complète. Dans cette dernière expérience, il faut prendre garde que la température de la plante et l'humidité de l'air ne changent pas ; la dernière condition ne se trouve point réalisée si, pour obtenir l'obscurité complète, on enferme la plante dans un récipient étroit. Dans les expériences que j'ai faites il y a cinq ans, je crois avoir pris toutes les précautions nécessaires ; les données d'observateurs plus anciens méritent aussi une certaine considération<sup>1</sup>. — Nos connaissances sur l'influence de la lumière étant si incomplètes, il ne faut pas s'attendre à ce que nous sachions grand'chose de l'effet des divers rayons du spectre. Ch. Daubeny<sup>2</sup>, qui s'est occupé de cette question, ne s'exprime qu'avec une extrême prudence, et ses observations ne paraissent pas l'avoir conduit à des résultats positifs. — La comparaison de la transpiration pendant le jour et pendant la nuit n'en saurait donner aucun, car il faudrait faire entrer en ligne de compte l'humidité plus considérable de l'air, par suite de l'abaissement de température et l'influence de la périodicité indépendante de toute cause extérieure à la plante. — Les changements qu'éprouve la plante tout entière par suite d'un éclairage ou d'une obscurité trop prolongés ne peuvent pas rester sans influence sur la transpiration.

Je citerai les extraits suivants de mes observations sur l'influence de la lumière et de la chaleur, sur la transpiration ; les plantes avaient crû dans des vases de verre ; les observations furent faites dans une chambre chauffée, les plantes étant placées sur la balance ; un thermomètre était suspendu à côté.

<sup>1</sup> Expériences de Guettards (Du Hamel, *Phys. des arbres*, I, 145. Meyen, II, 104); P. de Candolle, *Mém. prés. à l'Acad. des Sc. par divers savants*, 1806, I, 335; Senebier, *Physiol. végét.*, IV, 61.

<sup>2</sup> On the action of light, etc. *Philos. Trans. of the royal Soc. of London*, 1836, I, 149.



Temps.		Éclairage.	Température de l'air. ° R.	Évaporation par heure.	
<i>Brassica oleracea</i> , novembre 1859.					
5 h.	ap.m. — 8 h.	av.m.	Obscurité . . . .	14°—6,8°	1,1 gr.
8 h.	av.m. — 9 h.	av.m.	Lumière diffuse.	14,5°	4,5 »
9 h.	av.m. — 10 h.	av.m.	Idem . . . . .	14,5°	4,5 »
10 h.	av.m. — 11 h.	av.m.	Insolation . . . .	18,5°	13,0 »
11 h.	av.m. — 12 h.		Idem . . . . .	16,6°	17,0 »
12 h.	— 1 h. $\frac{1}{4}$	ap.m.	Lumière diffuse.	15,2°	7,6 »
1 h. $\frac{1}{4}$	ap.m. — 2 h. $\frac{1}{4}$	ap.m.	Idem . . . . .	15,0°	8,0 »
2 h. $\frac{1}{4}$	ap.m. — 4 h.	ap.m.	Idem . . . . .	4°—3,5°	1,66 »
4 h.	ap.m. — 5 h.	ap.m.	Crépuscule . . . .	11,8°	1,5 »
<i>Nicotiana Tabacum</i> , novembre 1859.					
8 h. $\frac{1}{4}$	av.m. — 9 h. $\frac{1}{4}$	av.m.	Lumière diffuse.	12,9°	0,30 »
9 h. $\frac{1}{4}$	av.m. — 10 h. $\frac{1}{4}$	av.m.	Insolation . . . .	15,5°	0,50 »
10 h. $\frac{1}{4}$	av.m. — 11 h. $\frac{1}{4}$	av.m.	Idem . . . . .	18,5°	0,75 »
11 h. $\frac{1}{4}$	av.m. — 11 h. $\frac{3}{4}$	av.m.	Idem . . . . .	16,5°	1,50 »
11 h. $\frac{3}{4}$	av.m. — 12 h. $\frac{1}{4}$	ap.m.	Lumière diffuse.	15°	0,60 »
12 h. $\frac{1}{4}$	ap.m. — 1 h. $\frac{1}{4}$	ap.m.	Idem . . . . .	15°	0,24 »
1 h. $\frac{1}{4}$	ap.m. — 3 h.	ap.m.	Idem . . . . .	15°	0,20 »
3 h.	ap.m. — 4 h.	ap.m.	Idem . . . . .	12,5°	0,20 »
4 h.	ap.m. — 5 h.	ap.m.	Crépuscule . . . .	11,3°	0,10 »

.) C'est Unger qui, le premier, a admis l'existence d'une périodicité dans la transpiration, indépendante de la lumière, de l'humidité de l'air et de la température (Anat. u. Phys. der Pfl., p. 333). « La transpiration, dit-il, ne chemine pas uniformément, mais augmente et diminue à différentes heures du jour, indépendamment des circonstances extérieures, de telle façon que, en vingt-quatre heures, il y a toujours un maximum et un minimum. » Le premier se présente, suivant le même auteur, entre midi et 2 heures, le second pendant la nuit.

Je n'ai pas pu réussir, par des expériences faites dans cette direction, à écarter entièrement la possibilité d'une influence des petites oscillations de température sur cette périodicité; malgré cela, on peut considérer l'existence de ce phénomène comme très-vraisemblable, surtout lorsqu'on le rapproche des mouvements périodiques des feuilles et de la périodicité dans la force des racines qu'a découvertes Hofmeister.

L'expérience suivante a été faite en 1859 sur une plante qui avait crû dans un vase de verre; les volets de la chambre étaient fermés.

*Nicotiana Tabacum.*

Jour.	Heure.	Tempér. ° R.	Évaporation en 1 h.	Moment de la journée.
29 oct.	3 — 4 h. ap.m.	15—16°	300 milligr.	Soir.
30 »	jusqu'à 9 h. av.m.	7°	93 »	Nuit.
30 »	» 11 h. av.m.	8°	125 »	Matin.
30 »	» 5 h. ap.m.	8,3°	50 »	Après-midi.
31 »	» 9 h. av.m.	7,0°	78 »	Nuit.
31 »	» 10 h. av.m.	8,5°	300 »	Matin.

Dans les expériences suivantes, les plantes étaient enfermées avec le thermomètre dans une grande armoire de bois, dans une chambre faiblement éclairée. On ne les sortait de l'armoire que pour les pesages qui duraient chacun une minute en moyenne.

*Brassica oleracea.*

Jour.	Heure.	Tempér. ° R.	Évaporation en 1 h.	Moment de la journée.
12-13 nov.	5 ap.m.— 8 av.m.	5,0°	1,77 gramm.	Nuit.
13 »	8 av.m.—10 av.m.	5,6°	3,25 »	} Matin.
13 »	10 av.m.—11 av.m.	5,8°	3,00 »	
13 »	11 av.m.—12 h.	5,9°	4,50 »	} Milieu du jour.
13 »	12 h. — 2 ap.m.	5,9°	4,60 »	
13 »	2 ap.m.— 4 ap.m.	5,9°	3,15 »	} Soir.
13 »	4 ap.m.— 6 ap.m.	5,2°	3,00 »	
13-14 »	6 ap.m.— 8 av.m.	5,0°	2,71 »	Nuit.
14 »	8 av.m.— 3 ap.m.	4,4°	2,86 »	} Jour.
14 »	3 ap.m.— 5 ap.m.	4,0°	3,00 »	
14-15 »	5 ap.m.— 8 av.m.	3,5°	2,08 »	Nuit.

D'autres expériences me conduisirent à des résultats analogues, mais je n'ai jamais pu parvenir à écarter entièrement les oscillations de température.

x) On peut comparer l'évaporation de l'eau à l'air libre et de celle qui est enfermée dans la plante, en supposant que la quantité d'eau qui s'est échappée d'une feuille forme une couche à sa surface. D'après Unger (l. c., p. 332), la couche d'eau qui, pendant l'unité de temps, s'évapore à l'air libre est plus épaisse que celle qui s'échappe d'une feuille, dans certains cas, jusqu'à cinq et six fois. En septembre 1856, je plaçai un rameau de peuplier blanc, coupé obliquement à sa base, dans l'eau près d'une fenêtre ouverte; il était haut de 135 cent., et offrait une surface de feuilles de 2700 cent.

carrés<sup>1</sup>; en 110 heures, il s'en échappa 480 cent. cubes d'eau, ce qui, sur la surface de 2700 cent. carrés, donne une couche de 1,8<sup>mm</sup> de hauteur. Dans un cylindre de verre rempli d'eau, il s'évapore pendant le même temps une couche de 5<sup>mm</sup> de hauteur, soit 2,8 fois plus que par les feuilles.— Un *Helianthus annuus* en fleurs coupé au collet absorba et transpira en 118 heures 1100 cent. cubes d'eau; hauteur de la tige: 140 cent.; surface des feuilles et des enveloppes florales: 4920 cent. carrés, ce qui donne une couche d'eau de 2,23<sup>mm</sup> d'épaisseur; à l'air libre, 5,3<sup>mm</sup>. — L'eau ne s'échappe pas de la surface mesurée à l'extérieur des feuilles, mais des parois et des espaces intercellulaires qui offrent une superficie bien plus considérable, 10 fois au moins sans exagération. Le rapport de la quantité d'eau évaporée en plein air ou dans les parois d'une cellule est donc pour le peuplier  $\frac{1}{1,3}$  à 1, pour l'*Helianthus*  $\frac{1}{1,3}$  à 1. Cette grande lenteur de l'évaporation dans les parois des cellules peut venir de ce que les espaces intercellulaires sont presque saturés de vapeur et de ce que les membranes vivantes retiennent l'eau avec une certaine énergie; dans les membranes mortes, l'évaporation est beaucoup plus rapide, ainsi que Mohl et d'autres observateurs l'ont démontré.

Une membrane animale morte ne retarde nullement l'évaporation de l'eau dont elle est imbibée; à surfaces égales, elle semble, au contraire, perdre plus de liquide dans l'unité de temps qu'un bocal à l'air libre; j'attribue cela à ce que, grâce à sa structure moléculaire, la membrane offre toujours une foule d'inégalités qui, en fait, font que sa surface est plus considérable que ne l'indiquent les mesures. Dans un vaste cylindre de verre, je versai une couche d'acide sulfurique concentré; puis, sur le fond d'un verre renversé, je plaçai deux petits vases également de verre. J'en suspendis deux autres au couvercle de verre qui fermait exactement le cylindre; ces deux derniers étaient des bouteilles sans fond. Les deux premiers vases furent remplis l'un d'eau et l'autre de sel de cuisine; la surface de ces liquides était en contact immédiat avec l'air desséché au moyen de l'acide sulfurique, et s'évaporait directement. Le fond des deux bouteilles était remplacé par une membrane animale (amnion) solidement attachée, au-dessus de laquelle se trouvait, dans l'une, de l'eau, et dans l'autre une solution de sel de cuisine. Le col de ces bouteilles était assez bien bouché pour que l'évaporation ne pût se faire qu'à travers la membrane. En 78 heures, à 14,5° R., il s'évapore, sur 10 cent. carrés:

<sup>1</sup> Poids des feuilles fraîches. . . . .	57,6 gr.
Poids de la tige. . . . .	67,6 »
Poids de tout le rameau. . . . .	125,2 »

En 110 heures, 480 gr. d'eau évaporée; soit 3,8 fois le poids de la plante.

Eau libre. . . . .	2,38 gr.
Solution de sel libre. . . . .	1,37 »
Eau à travers la membrane . . . . .	4,55 »
Sel à travers la membrane. . . . .	2,23 »

Ainsi l'évaporation à travers la membrane était presque le double de celle qui avait lieu à l'air libre.

d. Effet combiné de la force des racines, de l'ascension de la sève à travers le bois, et de la transpiration.

§ 63. Les trois organes au moyen desquels la circulation de l'eau s'effectue, les racines, le bois et les feuilles, travaillent chacun pour leur compte, au moyen des forces dont ils sont doués; dans les racines, c'est surtout l'influence endosmotique du contenu des cellules qui attire l'eau et la chasse dans les cavités du bois; dans le corps ligneux, la capillarité, l'imbibition et les changements de volume de l'air agissent de concert pour élever l'eau en partie dans les cavités du bois, en partie dans l'épaisseur des parois des cellules et des vaisseaux; les feuilles, de leur côté, transpirent plus ou moins, suivant leur état propre et suivant aussi les circonstances extérieures. Le résultat de ces actions diverses peut être que ou bien que la quantité d'eau perdue par la transpiration est égale à celle qu'amènent les racines, ou bien celles-ci absorbent plus que les feuilles ne transpirent, ou bien enfin les feuilles sont plus actives que les racines. La plante se trouve ainsi placée dans des états différents, que certains signes extérieurs peuvent faire reconnaître. Le corps ligneux peut être considéré comme un régulateur, et lorsque son volume est considérable, il peut en quelque sorte annuler de grandes différences entre l'absorption des racines et la dépense des feuilles, et les rendre inoffensives pour la plante. Si, comme cela arrive au printemps, il entre plus d'eau par les racines qu'il n'en peut sortir par les feuilles, le superflu s'emmagasine dans le corps ligneux jusqu'à ce que la pression qu'il exerce arrête l'absorption; si, au contraire, pendant les jours chauds de l'été, la transpiration est énergique, tandis que le sol est desséché, le liquide renfermé dans le corps ligneux satisfera pour un temps aux besoins des feuilles. C'est à cause de cela que de grands arbres peuvent résister à de très-longues sécheresses sans se faner, tandis que nous voyons les plantes herbacées accuser bientôt par l'état de leurs feuilles le dessèchement partiel du sol. Ainsi, pour expliquer les différents états dans lesquels

se trouve un végétal par suite de l'action inégale des racines et des feuilles, il vaudra mieux nous en tenir aux plantes herbacées.

§ 64. Nous pouvons prendre comme état normal de la plante, celui dans lequel les racines tirent du sol et envoient dans le corps ligneux autant d'eau que celui-ci en cède aux feuilles qui transpirent. Nous n'avons à étudier ici que la rapidité avec laquelle l'eau traverse le corps ligneux, condition qui, dans la même plante, peut varier considérablement d'un moment à l'autre; lorsque la transpiration et la force des racines agissent énergiquement toutes les deux, le volume d'eau qui traverse le corps ligneux est considérable, tandis que lorsque le temps est humide, que les feuilles n'agissent presque plus, la rapidité de la circulation descendra à son minimum. Si nous représentons la rapidité du courant d'eau dans le corps ligneux, au moyen du volume du liquide qui le traverse dans l'unité de temps (volume qui, dans les conditions que nous avons posées, est égal à celui qu'évaporent les feuilles), cette rapidité ne sera pas la même en tous les points du corps ligneux. La masse d'eau qui s'évapore au sommet d'un arbre traverse la partie non divisée de la tige avec une certaine rapidité; ensuite elle se répand dans les rameaux<sup>1</sup>, dont les coupes transversales prises ensemble représentent une plus grande surface que celle de la tige; la rapidité diminue par conséquent; si la tige devient plus mince à mesure qu'elle produit un rameau latéral, ce pourra être dans un rapport tel que la rapidité d'ascension de l'eau reste la même sur de longs espaces. Ces conditions, dont la réalisation peut amener de grandes différences dans l'état de la plante, n'ont été jusqu'à présent soumises à aucune recherche.

Il est difficile de donner des renseignements un peu approximatifs sur la rapidité de l'ascension de l'eau dans le bois, même lorsqu'on sait quel volume il en passe dans l'unité de temps. D'après tout ce que nous avons vu, les cavités visibles et les pores moléculaires des membranes semblent se comporter d'une manière très-différente à l'égard de l'eau; il faut donc distinguer la rapidité d'ascension dans les premières et dans les secondes, mais les chiffres manquent complètement; ce serait évidemment un travail fort utile de chercher à en établir au moyen de mesures exactes du volume d'eau transpirée, de la surface transversale du bois, de ses cavités et de ses parties solides, etc. A défaut de données plus exactes, je repren-

<sup>1</sup> Voyez des exemples de Du Hamel, Phys. des arbres, 1758, I, 95.

drai le calcul fait par Hales<sup>1</sup> pour donner une idée approximative de la rapidité d'ascension de l'eau dans la tige. Il passa en douze heures à travers son *Helianthus* 34 pouces cubes d'eau ; la section de la tige offrait une surface de 1 pouce carré ; si elle avait été creuse, elle aurait été traversée en douze heures par une colonne d'eau de 34 pouces de hauteur. Mais comme le liquide ne se meut que dans les interstices de la substance solide, sa rapidité devait être plus grande. Hales estime les interstices à  $\frac{1}{3}$  de la surface, et la rapidité à 45  $\frac{1}{3}$  pouces en douze heures. En transformant ces chiffres en secondes et en millimètres, nous trouvons que chaque molécule d'eau parcourait en une seconde à peu près 0,03<sup>mm</sup> ; d'après Nægeli<sup>2</sup>, le zoospore de *Tetraspora lubrica* se déplace en une seconde à + 14° C. de 0,08<sup>mm</sup>, soit trois fois plus vite que la molécule d'eau dans l'*Helianthus*. Mais le chiffre trouvé par Hales est évidemment trop petit ; de la surface de 1 pouce carré de la tige, il fallait commencer par retrancher la moelle et l'écorce, à travers lesquelles l'eau ne monte point. Du corps ligneux lui-même, il faut encore retrancher les grands vaisseaux et les cavités cellulaires remplies d'air qui ne servent point à l'ascension de l'eau. Par ces corrections, la surface qui sert véritablement à l'ascension de l'eau (c'est-à-dire surtout les pores moléculaires des parois cellulaires) se trouve réduite à  $\frac{1}{3}$ , tout au plus de l'estimation de Hales. La rapidité d'ascension se trouve donc à peu près égale à celle du zoospore de *Tetraspora*. D'après H. v. Mohl et Max Schultze<sup>3</sup>, le courant de protoplasma parcourt en une seconde, dans les poils staminaux de *Tradescantia*, 0,0045<sup>mm</sup>, et dans ceux d'*Urtica*, 0,003<sup>mm</sup> ; l'eau se meut donc dans la tige 6 à 10 fois plus vite qu'une granule de protoplasma. Dans le rameau de peuplier blanc dont j'ai déjà parlé, il passe en 110 heures 480 cent. cubes d'eau ; la surface de section du bois était à la partie inférieure, abstraction faite de l'écorce et de la moelle, de 72<sup>mm</sup> carrés. Si la tige avait été creuse, la colonne d'eau aurait monté en une seconde de 0,016<sup>mm</sup>, soit trois ou quatre fois plus vite que le protoplasma. Mais les parties qu'il faut retrancher du corps ligneux, vaisseaux et cellules, représentent au moins la moitié de sa surface ; la rapidité d'ascension de l'eau se trouve ainsi doublée ; en outre, nous n'avons pas encore tenu compte des molécules solides de la membrane, entre lesquelles l'eau

<sup>1</sup> Statical Essays, 1731, I, 8 à 9.

<sup>2</sup> Beiträge z. wiss. Bot., Heft II, 102.

<sup>3</sup> M. Schultze, « das Protoplasma der Rhizopoden. » 1863, p. 47.

est imbibée; nous avons supposé que tout l'espace occupé par les membranes était rempli d'une couche d'eau continue; si nous supposons que les pores moléculaires occupent la moitié de la surface des membranes, nous sommes plutôt au-dessous de la vérité; notre nombre primitif de 0,016<sup>mm</sup> se trouve donc doublé encore une fois, et nous avons pour la vitesse d'ascension de l'eau par seconde 0,016  $\times$  4<sup>mm</sup> = 0,064<sup>mm</sup>, soit 19 à 20 fois plus vite que les granules de protoplasma dans les poils. Si l'on pouvait apercevoir les molécules d'eau dans les membranes, elles paraîtraient, sous un fort grossissement, animées d'un mouvement très-rapide, et ressembleraient dans les espaces moléculaires à un essaim de zoospores. Mais si elles étaient visibles à l'œil nu, leur mouvement serait à peine sensible, tout au plus deux fois aussi rapide que celui de l'extrémité de l'aiguille à minute longue de 20<sup>mm</sup> d'une montre.

§ 65. Le second cas possible, celui où les racines absorbent plus d'eau qu'il ne s'en échappe par la surface de transpiration, peut se présenter chez toutes les plantes; les circonstances extérieures peuvent toujours diminuer ou arrêter la transpiration, tandis que les racines continuent à agir comme à l'ordinaire; ce fait se présente régulièrement au printemps chez les plantes ligneuses, lorsque les feuilles ne sont pas encore développées; il y a enfin des végétaux qui, grâce à une organisation spéciale ou à l'état particulier du milieu où ils vivent, absorbent plus d'eau par leurs racines qu'ils n'en peuvent évaporer par leurs feuilles; ce superflu s'échappe sous forme liquide en des points spécialement organisés pour cela. — Les tissus seront diversement influencés par cette grande activité des racines; d'abord ils se rempliront d'eau, se gonfleront jusqu'à ce que la pression qu'ils exercent arrête l'ascension du liquide; ensuite, si sur les feuilles ou la tige se trouve un point incapable de résister longtemps à la tension intérieure de la sève, celle-ci commencera à s'échapper et les racines à agir de nouveau; nous nous retrouverons ainsi dans un cas analogue à celui d'une tige coupée au-dessus du collet. Si le volume du corps ligneux est faible, il sera bientôt saturé, et si les circonstances sont favorables, la sève sortira goutte à goutte; c'est le cas de beaucoup de nos plantes herbacées et annuelles; lorsqu'après le coucher du soleil, l'air se rafraîchit et que la rosée commence à tomber, on voit paraître de petites gouttelettes d'eau à l'extrémité et au bord des feuilles. C'est le moment où la transpiration atteint son minimum, tandis que le sol, encore chaud, favorise l'absorption de l'eau par les racines. Pendant la journée,

ces gouttelettes disparaissent, la transpiration atteint son maximum et consomme souvent plus d'eau que n'en peuvent fournir les racines; le corps ligneux lui-même s'épuise, et finalement les cellules du parenchyme qui transpirent se vident en partie, et les feuilles se fanent.

Lorsque le corps ligneux est un peu considérable, des changements si rapides ne sont pas possibles; s'il a été un peu épuisé par la transpiration diurne, l'activité des racines pendant la nuit lui rend ce qu'il a perdu, et il ne s'échappe rien par les feuilles; dans bien des cas, 50 même 100 livres d'eau ne suffiront pas à le saturer; la tension de la sève pendant la nuit ne sera donc jamais assez considérable pour la faire sortir goutte à goutte par les feuilles; ce phénomène, si fréquent chez les plantes herbacées, ne se présente jamais en été chez les grands arbres; son apparition au printemps est très-facile à expliquer; pendant l'hiver, la transpiration étant suspendue, le bois s'est peu à peu saturé d'eau<sup>1</sup>; lorsque la température s'élève, les racines fonctionnent avec un redoublement d'énergie, la tension à l'intérieur du bois devient toujours plus considérable, et l'eau s'échappe enfin par les points où elle rencontre une faible résistance, les fissures du bois, par exemple, ou les tissus des jeunes bourgeons (Hartig, Bot. Zeitg., 1853, p. 478). Les plantes très-riches en parenchyme, comme beaucoup d'Aroïdées, les Népentes, les *Cephalotus*, forment un contraste parfait avec celles dont le corps ligneux est très-développé; aussi longtemps que la transpiration n'est pas très-considérable, l'eau s'écoule par des organes particuliers; ce phénomène est, en grand, absolument le même que celui des gouttes d'eau qui paraissent presque chaque nuit à l'extrémité des feuilles des jeunes graminées.

Il faut attribuer à une tout autre cause la sécrétion de gouttelettes souvent considérables dans les nectaires de certaines fleurs (*Fritillaria*); ce phénomène est indépendant de la force des racines, car il se présente également sur un rameau coupé et plongé dans l'eau. L'imbibition des parois n'est point capable de produire un tel effet. Il se passe probablement dans les tissus de la fleur quelque chose d'analogue à ce que nous avons décrit dans les racines, lorsqu'elles chassent l'eau dans la tige. Nous pouvons nous représenter que les cellules des nectaires sont fortement endosmotiques, et attirent de l'eau des tissus sous-jacents, peut-être des faisceaux fibro-

<sup>1</sup> Je n'emploie ici le mot saturé que par abréviation; cet état n'a aucun rapport avec celui d'un morceau de bois saturé par un long séjour dans l'eau.



vasculaires. La tension entre la sève et la membrane de ces cellules peut devenir si forte, que la première est chassée à travers la seconde. Ce phénomène se distingue en deux points de l'action analogue dans les racines : 1) Les cellules endosmotiques absorbent la sève de l'intérieur pour la chasser à l'extérieur, au lieu de la tirer de l'extérieur pour la faire passer dans l'intérieur de la plante; on explique cela facilement, en supposant que la paroi extérieure des cellules a un pouvoir de résistance à la filtration moindre que la paroi intérieure. 2) La sève sécrétée est souvent une solution de sucre très-concentrée<sup>1</sup>, tandis que le liquide qui pénètre dans les vaisseaux par l'influence des racines est de l'eau presque pure. Cette différence s'explique par la même hypothèse que la précédente. Moins la résistance à la filtration des parois extérieures sera grande, plus la sève qui passera au travers pourra être concentrée.

J'ai déjà mentionné la sécrétion de gouttelettes, dans sa forme la plus simple, chez quelques champignons composés d'un petit nombre de cellules : *Pilobolus cristallinus* (Cohn), *Mucor mucedo* (Fresenius), *Merulius lacrymans* et *Penicillium glaucum*.

Il est facile de prouver par l'expérience, l'exactitude de la description que j'ai donnée de la sécrétion de gouttelettes par des plantes herbacées<sup>2</sup>. Si l'on place de jeunes plantes (portant 5 à 6 feuilles) de *Zea Mais*, de *Triticum vulgare*, de *Brassica Napus* dans l'appareil représenté dans la fig. 7 (chap. II), la chaleur de la terre augmentera l'activité des racines; la transpiration sera gênée par la cloche qui recouvre la plante; en peu de temps, on verra des gouttes d'eau sortir en différentes places du bord de la feuille. J'ai vu sur une plante de *Solanum tuberosum* en plein air, après le coucher du soleil, l'eau sortir rapidement à mesure qu'on l'esuyait. On confond facilement ces gouttes de sève avec la rosée, puisqu'elles paraissent ensemble pendant la nuit; on peut cependant toujours les distinguer à leur position parfaitement déterminée et à leur grosseur; elles paraissent également dans des nuits sans rosée. Ce phénomène est, du reste, connu depuis longtemps des physiologistes, et Meyen a réuni les données que nous possédons à ce sujet (*Sitzungber. der Kais. Akad. d. Wiss. Wien*, 1858, vol. XXVIII, p. 111). Il a été observé sur les graminées et sur les plantes suivantes : *Musa*, *Arum*, *Cæsalpinia pluviosa* (bourgeons), *Trapæolum*, *Brassica*, *Papaver*, *Ammomum Cerumbet* (épis), *Marantha gibba*, *Ludolfia glaucescens*. Williamson<sup>3</sup> a recueilli en une nuit une demi-pinte d'eau du sommet d'une feuille d'*Ammomum Cerumbet*. L'eau commence à se rassembler dans les cupules des feuilles de *Nepenthes*, de *Sarracenia*, de *Cephalotus* avant que l'appendice qui les recouvre soit développé<sup>4</sup>;

<sup>1</sup> On trouvera quelques données sur la composition du nectar dans : Caspary, « *De Nectariis*. » Bonn, 1848, p. 32.

<sup>2</sup> Meyen (*Physiol. II*, 509) a déjà donné complètement cette explication.

<sup>3</sup> *Annals and Mag. of nat. history*, 1848.

<sup>4</sup> Meyen, *Phys.*, II, 513-515.

dans la première de ces plantes, des glandes particulières qui se trouvent à l'intérieur de la cupule jouent un certain rôle dans la sécrétion. Cependant, les observations de Meyen sur ce sujet sont insuffisantes, et je n'ai pas eu l'occasion de les compléter. Cette question a été étudiée autrefois par Schmidt (Linnæa, 1831, VI, 65) et plus récemment par Unger et Duchartre. D'après Unger<sup>1</sup>, on peut en tout temps faire paraître des gouttes d'eau sur les feuilles de *Richardia æthiopica*, en recouvrant la plante d'une cloche de verre; l'eau sort du milieu du sommet cylindrique de la feuille, au point de réunion des nervures; dans la *Brassica cretica*, l'eau sort du sommet des dents au point où leurs nervures latérales se rencontrent; de même dans les graminées. Ce serait, suivant le même auteur, les cellules allongées et à parois minces des faisceaux fibro-vasculaires qui charrieraient cette eau; les larges vaisseaux spiraux des Aroïdées s'injectent facilement sous la pompe pneumatique de mucus coloré; ils doivent donc être normalement pleins d'air.

Duchartre décrit tout autrement l'organisation de la *Colocasia anti-quorum*<sup>2</sup>; les faisceaux fibro-vasculaires qui courent le long du bord de la feuille renferment, selon lui, des canaux assez larges; ce ne sont point des vaisseaux à parois propres, mais des lacunes formées par la résorption d'une série de cellules du faisceau fibro-vasculaire. Ce sont ces canaux qui amènent l'eau<sup>3</sup> jusqu'au sommet de la feuille, d'où elle s'échappe par deux ouvertures visibles à l'œil nu (décrites déjà par Schmidt), qui ne seraient autre chose que de très-grands stomates. Si l'on coupe les faisceaux, l'écoulement s'arrête au sommet de la feuille, mais se fait par les canaux au point de section. Des gouttes d'eau s'échappent également de la nervure médiane coupée; l'écoulement au sommet ne sera pas entièrement arrêté si l'on coupe les faisceaux latéraux dans le bas de la feuille; mais cela ne suffit pas à prouver l'hypothèse de Duchartre, que les dernières ramifications des nervures tirent l'eau du parenchyme pour la rassembler dans les canaux; d'après sa description, j'aime mieux croire que les canaux reçoivent l'eau amenée par le pétiole et la distribuent dans les nervures. La première hypothèse mènerait à une théorie très-compiquée sur le mouvement de l'eau dans la feuille.

La quantité d'eau qu'on peut recueillir pendant l'unité de temps est d'autant plus grande que le travail des racines est plus actif et que la transpiration est plus faible; si l'on pouvait écarter tout à fait cette dernière, la sécrétion passerait probablement par les mêmes phases périodiques qu'Hofmeister a décrites dans les tiges décapitées. Mais, même sous une cloche de verre, l'évaporation subsiste; elle est plus considérable pendant le jour que pendant la nuit, ainsi que Unger l'avait bien reconnu; la *Colocasia* de Duchartre ne sécrétait d'eau en plein air que pendant la nuit; elle cessait à 7 ou 8 heures du matin, au moment où la transpiration prenait de grandes proportions, excepté dans les jours pluvieux ou très-humides. — La quantité d'eau qui s'écoule dans un temps donné varie beaucoup d'une plante et même d'une feuille à l'autre. Unger recueillit, en

<sup>1</sup> Sitzungsber. der k. Acad. d. Wiss. Wien, 1858, XXVIII, 114.

<sup>2</sup> Ann. des Sc. nat., 1859, XI, 232.

<sup>3</sup> Duchartre pense qu'ils la tirent du mésophylle.

onze jours, sur 6 feuilles de *Richardia æthiopica* 26,5 gr. d'eau; sur une autre plante, 4 feuilles fournirent en dix jours 36 gr. — Une feuille de *Colocasia antiquorum*, var. *Fontanesii*, donna à Duchartre, en une nuit d'août, 12 gr. d'eau; dans la nuit suivante, 13,1 gr.; dans une nuit au commencement de septembre, 14,35 gr. — Une feuille de *Col. ant.*, var. typique, donna en une nuit de juillet 9,9 gr.; elle commençait à s'épanouir; une autre feuille de la même plante, un peu plus développée, donna en une nuit 16,2 gr., dans la nuit suivante 13,2 gr.; en même temps, deux autres feuilles fournissaient, l'une 22,6 gr., l'autre 20,6. Les gouttes sortent brusquement et comme chassées par une pression intérieure des ouvertures placées au sommet de la feuille. Il sortit une fois 120 petites gouttes en une minute; d'une manière générale, plus une feuille est grande, plus elle fournit d'eau; on ne peut cependant pas exprimer ce rapport exactement par des chiffres. La sécrétion commence dès que le sommet de la feuille paraît au-dessus de la graine; elle augmente jusqu'à l'entier épanouissement de l'organe, et va dès lors en diminuant; elle cesse peu à peu lorsque la feuille se fane. La sécrétion augmente avec l'humidité du sol, et cesse pendant la sécheresse.

De même que celle qui sort d'une tige coupée, l'eau qui s'échappe des feuilles ne renferme presque pas de substance solide; Unger et Redtenbacher ont trouvé dans le liquide sécrété par le maïs 0,01 gr. de substance solide dans 19,975 gr.; par la *Richardia*, 0,0036 gr. dans 52,64 gr.; par la *Colocasia antiquorum*, 0,004 gr. dans 7,122 gr.; dans la *Brassica cretica*, 0,0121 dans 11,856 gr.<sup>1</sup> Le résidu renferme, outre quelques principes organiques, des traces des acides et des bases les plus répandus dans les cendres végétales.

D'après Völker (*Ann. and Mag. of nat. hist.*, 1848), le liquide que renferment les cupules encore fermées de *Nepenthes distillatoria* est acide (acide stable) et contient 0,92 % de substance solide, proportion bien plus forte que dans les cas précédents; ce degré de concentration est très-supérieur à celui des solutions nutritives des plantes terrestres; le résidu contenait du chlore, de la potasse, de la magnésie, de la chaux et de la soude. Dans une autre cupule, le liquide renfermait 0,91 % de résidu solide, qui lui-même, sur 100 parties, en avait 25,86 d'organiques; dans une autre cupule plus jeune, il n'y avait que 0,27 % de résidu; dans celles qui venaient de s'ouvrir, 0,87, 0,58, 0,62 %; il ne se trouva qu'une fois une trace d'acide sulfurique, plusieurs fois de l'acide citrique et malique.

§ 66. Lorsque la quantité d'eau que la transpiration fait perdre aux feuilles se trouve être plus considérable que celle qui pénètre par les racines, le bois commence le premier à perdre du liquide, puis les cellules parenchymateuses elles-mêmes perdent leur turgescence, les tissus se ramollissent; les feuilles et les entre-nœuds les plus délicats se fanent et leur poids diminue. J'ai déjà indiqué que, dans les grandes plantes dont le corps ligneux représente un réservoir d'eau considérable, ce cas ne se présente que rarement; il est, au contraire, fréquent chez les plantes herbacées dont les feuilles, souvent nombreuses, transpirent activement.

<sup>1</sup> La substance varie entre 0,5 et 1,0<sup>00</sup>/<sub>100</sub>.

Je reviendrai plus tard, avec quelques détails, sur l'état dans lequel se trouvent les tissus d'une feuille fanée. Cet accident peut être dû à deux causes : 1) Les racines se trouvent dans les conditions les plus favorables à l'absorption, mais la transpiration est si forte, que l'eau du sol, quelque rapidement qu'elle arrive, n'y suffit pas. 2) La transpiration est normale ou même plutôt faible, mais ce sont les racines qui ne trouvent pas dans le sol desséché une humidité suffisante. Lorsque la dessiccation n'a pas dépassé de certaines limites, les tissus peuvent retrouver facilement leur turgescence, dans le premier cas si la transpiration diminue par suite de l'humidité de l'air, de la pluie, de la rosée, et dans le second si les racines rencontrent plus d'eau dans le sol. Parfois aussi, ce n'est pas à la sécheresse du sol qu'est dû le manque d'activité des racines, mais à sa température trop peu élevée ; dans ce cas, un rayon de soleil suffira pour corriger ce défaut (tabac, courge).

Voyez à ce sujet le § 49 de cet ouvrage, et de plus : Sachs, « Das Erfrieren bei Temperaturen über 0°, » *Bot. Zeitg.*, 1860, p. 124. — Duchartre, *Journal de la Soc. imp. et centrale d'horticulture*, 1857, p. 77-87. — Duchartre, *Bulletin de la Société botanique de France*, 1857, p. 940, 1858, V, p. 105 et 1860, 24 février. — Duchartre, *Ann. des Sc. nat.*, XV, 2. — Unger, *Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien*, 1852, vol. IX, p. 885. De ces différents travaux, il ressort que les feuilles ne condensent pas de vapeur d'eau (Unger), qu'elles n'absorbent pas d'eau pendant la pluie, la rosée et le brouillard, au moins dans un court espace de temps ; que si une plante fanée se rafraîchit dans l'air humide, c'est uniquement par suite de la diminution de la transpiration. Il m'est impossible d'entrer dans une description même sommaire des expériences ; mais je dois remarquer que, sans mettre en doute l'exactitude des observations de M. Duchartre, il est fort possible qu'un peu d'eau pénètre dans les points où la cuticule est véritablement mouillée ; il est seulement difficile de déterminer par l'expérience combien il en peut entrer par cette voie. Si, comme l'affirme de Saussure, on peut, en submergeant des feuilles, en faire sortir une certaine proportion de sels alcalins (*Rech. chim.*, chap. IX, § 4), il est tout aussi possible que l'eau y pénètre par diffusion. Je ne nie pas que cette quantité ne soit très-faible et peut-être tout à fait insignifiante pour la vie de la plante ; mais au point de vue purement physiologique, nous demandons simplement qu'on réponde oui ou non.

§ 67. Indépendamment de toutes les circonstances que j'ai mentionnées, la transpiration peut augmenter ou diminuer sous l'influence de causes qui agissent exclusivement sur la portion absorbante des racines ou du bois. Mais les observations dans cette direction sont trop peu nombreuses pour qu'il soit possible de dire rien de positif. Peut-être, suivant l'absorption des racines, les tissus

du bois et des feuilles entrent dans un état de tension correspondant qui favorise ou gêne la transpiration, quelles que soient la température, l'humidité de l'air et la lumière. J'ai montré que, lorsqu'on élève la température des racines, la transpiration augmente<sup>1</sup>, lors même que les feuilles restent identiquement dans les mêmes conditions; Senebier a remarqué que, lorsqu'on ajoute des sels et des acides à l'eau dans laquelle trempe un rameau coupé, la transpiration de celui-ci est modifiée<sup>2</sup>; j'ai observé la même chose pour des racines intactes<sup>3</sup>. On comprend facilement que la température et les substances dissoutes dans l'eau modifient l'absorption des racines, en agissant sur la diffusion. Mais ce qui est moins clair, c'est pourquoi la transpiration change en même temps, lorsque toutes les conditions desquelles semble dépendre l'évaporation restent les mêmes; il faut bien supposer que l'état intérieur des tissus subit quelque modification.

§ 68. Le rapport entre l'activité des racines et la transpiration agit singulièrement, ainsi que je l'ai déjà mentionné, sur l'état de tension des tissus dans le corps ligneux et dans le parenchyme. Ce fait semble exercer une certaine influence sur l'épanouissement des bourgeons; peut-être les mouvements endosmotiques de l'eau ne suffisent-ils pas à l'amener en suffisance à ces derniers. Certaines plantes terrestres se trouvant sur un sol très-desséché peuvent, en effet, rester turgescentes, mais ne plus développer de nouveaux bourgeons. Les pertes occasionnées par la transpiration sont encore couvertes par le corps ligneux, mais celui-ci ne contient jamais que très-peu d'eau, puisqu'à mesure que celle-ci arrive, elle s'en va par les feuilles. Quelque chose d'analogue se passe dans la germination des tubercules (pommes de terre, betteraves); s'ils sont très-fanés, ils ne poussent pas ou très-lentement, mais acquièrent une grande activité dès que les tissus ont été gonflés par de l'eau pénétrant de l'extérieur. Ils contenaient primitivement bien assez d'eau pour satisfaire à l'attraction endosmotique des bourgeons. Mais celle-ci ne paraît pas suffisante pour remplir les cellules de façon à les faire pousser rapidement; une partie de l'eau nécessaire à leur accroissement pénètre évidemment jusqu'à elles par suite de la pression des tissus environnants. Une observation de Böhm<sup>4</sup>, que cet auteur

<sup>1</sup> Sachs, Landw. Versuchsstat., 1859, I, 238.

<sup>2</sup> Senebier, Phys. végét., IV, 77.

<sup>3</sup> Landw. Versuchsstat., 1858, I, 203. Bot. Zeitung, 1860, n° 14.

<sup>4</sup> Böhm, Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. 1863, Band XLVIII.

n'a pas su bien interpréter, semblait confirmer cette manière de voir. Il plaça des rameaux munis de bourgeons dans l'eau, de telle sorte que celle-ci fût non-seulement absorbée, mais encore poussée par la pression d'une colonne mercurielle de 7 à 40 pouces. Dans ces conditions-là, les bourgeons se développèrent plus rapidement. J'ai répété cette expérience sous la forme représentée dans la fig. 27. Le rameau est solidement fixé dans le bouchon *K*; celui-ci ferme exactement le tube *B* qui est rempli d'eau *W*. A sa partie inférieure, le tube est fermé par le bouchon *K'* que traverse le tube manométrique *r*. Celui-ci est rempli de mercure *n* de manière à ce que la pression soit de 15 à 20 centimètres. A mesure que l'eau est absorbée, le mercure monte, et il faut en ajouter souvent pour maintenir la pression. Sur des rameaux de vigne et de marronniers soumis à l'expérience en février et mars 1864 et 1865, les bourgeons s'épanouirent au bout de quatre à six semaines, aussi bien que sur la plante mère. Les rameaux qui trempaient simplement dans l'eau ne se feuillèrent que quatre à huit jours plus tard et imparfaitement. Cette pression, qui a tellement favorisé le développement des bourgeons, doit exister plus ou moins au printemps dans tous les arbres. Le bois gorgé d'eau se réchauffe, l'air qu'il contient se dilate et chasse l'eau vers les bourgeons. Dans les petites plantes, les rhizômes souterrains, etc., les racines jouent aussi un rôle; elles entrent les premières en activité et favorisent le développement des bourgeons en poussant l'eau de leur côté. Peut-être est-ce à des causes analogues qu'il faut attribuer le phénomène de la sève d'août, et le fait que plusieurs plantes se développent beaucoup plus vite au printemps lorsque leur végétation s'est arrêtée l'année précédente par une température élevée.

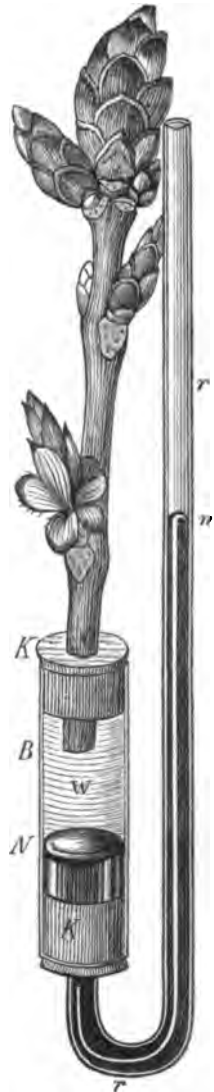


Fig. 27.

## VIII

## CIRCULATION DE L'AIR

## CHAPITRE HUITIÈME

**Mouvements des gaz dans les plantes.**

§ 69. Aucune cellule végétale ne peut vivre hors de l'influence de l'atmosphère; elle en absorbe l'oxygène et, aux dépens de sa propre substance, produit de l'acide carbonique dont une partie s'échappe au dehors: dans les cellules à chlorophylle se manifeste, sous l'influence de la lumière, le phénomène inverse, c'est-à-dire l'absorption de l'acide carbonique et l'élimination de l'oxygène; ce dernier gaz est toujours mélangé d'une certaine proportion d'azote qui, depuis l'extérieur, avait pénétré dans les tissus<sup>1</sup>. Ainsi, entre l'intérieur de la plante et le milieu où elle se trouve (air, ou eau renfermant de l'air) a lieu constamment un échange de molécules gazeuses destiné à subvenir à la respiration et à la nutrition.

Dans ce chapitre, nous laissons de côté tout ce qui tient au but de ces mouvements pour ne nous occuper que des moyens qu'a la plante de les faciliter. Nous ne possédons malheureusement à ce sujet que des observations isolées qu'il est pour le moment impossible de réunir en une théorie complète.

§ 70. Une cellule isolée, fermée de toutes parts et remplie de sève, ne peut offrir l'échange de molécules gazeuses avec le milieu

<sup>1</sup> Unger, Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1853, Band X, 414.

ambiant que par la diffusion<sup>1</sup> ; ici, comme dans la diffusion des principes nutritifs, les modifications chimiques qui s'opèrent incessamment dans l'intérieur de la cellule, empêchent l'établissement d'un équilibre stable entre le gaz qui a déjà pénétré et celui qui est encore à l'extérieur ; une cellule, même isolée, offre à ce point de vue des conditions trop compliquées pour qu'il soit possible d'estimer la quantité de gaz qui passera dans un temps donné, ou même de ramener ce phénomène aux lois élémentaires de la diffusion. La complication augmente naturellement beaucoup lorsque des cellules de différentes espèces sont réunies en masses de tissus considérables ; les gaz ont alors à passer tantôt d'une cellule à l'autre, tantôt d'une cellule à un espace intercellulaire. Je crois qu'en résumé on pourrait distinguer les cas suivants :

1) Toute cellule isolée est en contact immédiat avec l'atmosphère ou avec l'eau ambiante : le volume du gaz ambiant comparé à celui que renferme la cellule est assez considérable pour qu'on puisse négliger les changements de composition chimique et de pression, occasionnés par l'échange constant de molécules. Dans ce cas se trouvent les algues et beaucoup de champignons unicellulaires qui vivent dans l'eau, les Vauchériées, les gonidies des lichens. On peut également y faire rentrer les plantes filiformes ou membraneuses formées d'une seule couche de cellules : algues filamenteuses, protonema des mousses, Hyphomycètes, Nitella, feuilles de la plupart des mousses, etc.

2) Dans les masses de tissus formées d'un grand nombre de cellules, si celles-ci sont intimement soudées les unes aux autres, les plus extérieures seules tirent directement de l'eau ou de l'air, les gaz dont elles ont besoin ; celles qui sont situées à l'intérieur reçoivent par diffusion les gaz qui ont déjà traversé leurs voisines ; ceux-ci arrivent non-seulement plus lentement, mais encore ils ont subi en route différentes modifications chimiques ; par exemple, une partie de l'oxygène est employé dans les couches extérieures à former de l'acide carbonique qui pénètre avec lui dans les parties plus profondes. Cela seul suffirait déjà à rendre différente l'activité chimique et par conséquent tout le cours de l'existence des diverses couches de cellules. Ce n'est qu'hypothétiquement qu'il faut mentionner ici les algues et les champignons gélatineux : toutes les

<sup>1</sup> Les lois de la diffusion des gaz, sont fort bien exposées dans : Ludwig, Lehrbuch des Physiolog. des Menschen. 1858, I, 10, et dans : A. Fick, Medicinische Physik, 1858.



cellules isolées les unes des autres dans la couche de gélatine semblent placées dans les mêmes conditions. Un tissu dans lequel les gaz ne peuvent arriver à certaines cellules qu'après en avoir traversé d'autres, se rencontrent bien dans certaines parties des plantes supérieures, mais toujours rarement; le cas de beaucoup le plus fréquent est celui où les cellules laissent des intervalles entre elles, de manière que chacune est au moins sur une partie de son pourtour en contact immédiat avec les gaz. A ce but concourt encore la formation des espaces intercellulaires (lacunes) fréquents déjà dans les algues massives, dans certains champignons et dans beaucoup de lichens, parfaitement réguliers dans le parenchyme des plantes supérieures. Enfin, des conduits aériens d'une certaine capacité sont fréquemment formés par la résorption de certaines séries de cellules, par le dessèchement et le déchirement des tissus à l'intérieur; le bois est parcouru par des vaisseaux, et ses cellules communiquent fréquemment les unes avec les autres.

C'est ainsi qu'à de rares exceptions près, dans les masses les plus considérables de tissus végétaux, un point tout au moins de la membrane cellulaire se trouve en contact direct avec le gaz. Nous pouvons encore distinguer deux subdivisions suivant que les conduits aériens sont ouverts à l'extérieur ou non.

a) Les conduits aériens intérieurs ne sont pas, lorsque la plante est intacte, directement ouverts dans l'atmosphère; les différences de pression entre l'intérieur et l'extérieur ne peuvent pas s'égaliser immédiatement mais seulement par diffusion; un passage constant de gaz a lieu à travers les membranes extérieures des cellules superficielles. Ce cas ne paraît se réaliser que dans les plantes submergées qui ne possèdent pas de stomates<sup>1</sup>. Les espaces intercellulaires atteignent alors une grande capacité, de manière à former une sorte d'atmosphère intérieure; souvent même certaines parties se gonflent, deviennent de véritables vessies aériennes et servent alors d'appareils natatoires. Cette atmosphère intérieure est soumise

<sup>1</sup> D'après A. Weiss (Jahrb. für wiss. Bot., IV, 189) des stomates, en petit nombre il est vrai, existent sur les parties submergées des *Najas* et des *Potamogeton*; la conclusion de cet auteur que le milieu dans lequel un organe se trouve (air, terre, eau), n'a pas d'influence sur l'existence des stomates, me paraît un peu prématurée. La rareté des stomates sur les parasites sans chlorophylle qui habitent l'humus, leur fréquence, au contraire, sur les organes à chlorophylle, sur les feuilles des plantes terrestres, montrent qu'ils jouent un rôle positif dans la circulation des gaz, c'est-à-dire dans toute la vie de la plante.

à de grandes variations de pression et de composition chimique. Si l'on pique une partie quelconque d'une plante de *Potamogeton*, de *Vallisneria*, de *Ceratophyllum* exposée au soleil, il s'échappe immédiatement par la blessure un courant rapide de bulles, ce qui indique une pression intérieure considérable; si, au contraire, la plante était dans l'obscurité, la pression est presque nulle et il ne s'échappe pas ou fort peu de bulles. Cette pression intérieure peut devenir considérable, car il s'échappe souvent au soleil, par la section d'une tige, des bulles pendant des heures entières; elles finissent par représenter un volume supérieur à celui de la plante; si celle-ci était demeurée intacte, les gaz à l'intérieur auraient été soumis à une haute pression qui n'aurait pu s'égaliser que lentement par la diffusion. La composition chimique de ce gaz change avec la pression; au soleil, il se dégage de l'oxygène et de l'azote libres qui remplissent les cavités de la plante et qui s'échappent par les ouvertures; à l'ombre ou dans l'obscurité, une partie de l'oxygène sert à la respiration; l'acide carbonique ainsi produit se dissout en grande partie dans la sève et s'échappe ainsi facilement par diffusion. Les espaces intercellulaires d'une plante submergée ne peuvent se remplir d'air que si celui qui est contenu dans l'eau ambiante passe d'abord dans les cellules riches en sève, puis de là dans les espaces intercellulaires; ils se vident par la même voie. La différence de pression du gaz répandu à l'intérieur ou à l'extérieur d'une plante peut rendre plus rapide la diffusion, puisque la quantité d'un gaz qui pénètre dans la sève suivant un certain coefficient d'absorption dépend de la pression; à mesure qu'augmente la densité du gaz absorbé, l'équilibre entre un côté et l'autre doit se rétablir plus rapidement.

Le degré intermédiaire entre les plantes submergées et les plantes terrestres est représenté par celles qui sont enracinées au fond de l'eau, et dont les tiges et les feuilles, d'abord submergées, s'élèvent plus tard au-dessus de la surface (*Nymphéacées*, *Iris Pseudo-Acorus*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe Phellandrium*, *Phragmites*, *Typha*, *Acorus calamus*, *Equisetum limosum*, etc.); ces végétaux offrent tous des cavités aériennes considérables; aussi longtemps qu'ils sont submergés, leur organisation est la même que celle des précédents; mais, dès que les feuilles flottent à la surface de l'eau ou s'élèvent au-dessus, une communication s'établit au moyen des stomates, par laquelle les différences de pression entre l'intérieur et l'extérieur peuvent, en partie du moins, s'égaliser.

On ne peut alors attribuer le phénomène en entier aux forces de diffusion, que si l'on considère les stomates comme assez étroits pour pouvoir les comparer avec les pores d'une membrane endosmotique.

b) Dans la seconde subdivision nous trouvons les plantes terrestres, celles qui flottent toujours sur l'eau (*Pistia*, *Stratiotes*) et les Epiphytes, dont l'épiderme est partout criblé d'ouvertures stomatiques<sup>1</sup>. Celles-ci ne sont pas, ainsi que le microscope le montre, seulement en relation avec les espaces intercellulaires du parenchyme, mais encore elles communiquent (des expériences l'ont prouvé) avec les vaisseaux aériens et les cellules ligneuses. Ces plantes renferment aussi quelquefois des cavités considérables qui forment également une sorte d'atmosphère intérieure<sup>2</sup>; cela se trouve dans les feuilles creuses et dans les spathes d'*Allium Cepa*, dans les tiges creuses des Graminées, des Composées, des Umbellifères, des Cucurbitacées, des Labiées, des Scrophularinées, des Equisétacées terrestres, dans les légumes des Papilionacées, dans les siliques des Crucifères, dans les capsules des pavots et dans bien d'autres sortes de fruit. Il faut donc distinguer dans ces plantes :

α) Les espaces intercellulaires du parenchyme qui, grâce à leur diamètre excessivement faible, exercent des forces capillaires sur l'air qu'ils renferment.

β) Les cavités aériennes déjà bien plus considérables des vaisseaux et des cellules ligneuses.

γ) Les grandes cavités dont j'ai parlé en dernier lieu, dans lesquelles la capillarité n'existe plus du tout.

Les ouvertures stomatiques qui servent de communication à tous ces réservoirs avec l'extérieur sont, à la vérité, fort nombreuses mais si étroites que les différences de pression ne peuvent s'égaliser que lentement.

<sup>1</sup> A. Weiss a examiné 157 espèces de plantes, il a trouvé sur les feuilles :

chez	54 espèces	1—100 stomates par millim. carrés.
»	38	» 100—200
»	39	» 200—300
»	12	» 300—400
»	9	» 400—500
»	1	» 500—600
»	3	» 600—700

(Jahrb. f. Wiss. Bot. IV, 165).

<sup>2</sup> Unger a calculé la grandeur des cavités aériennes des feuilles en les injectant d'eau. Il a trouvé que sur 39 espèces, le volume variait de 3,5 à 71 % de celui de la feuille (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien, 1854, Band XII, 367).

Indépendamment des stomates, on rencontre fréquemment, surtout sur les vieilles tiges, des ouvertures accidentelles qui servent également de communication avec l'extérieur; ce sont principalement les fissures de l'écorce et l'ouverture des vaisseaux au point où les feuilles sont tombées.

L'absence de stomates ou de toute autre ouverture sur les racines rend certainement plus difficile le mouvement des gaz; une plante terrestre dont la racine est intacte peut se comparer avec un système de tubes capillaires et non capillaires remplis d'air et fermés à la base; il est clair que, dans de pareilles conditions, les différences de pression s'égaliseront plus difficilement que lorsque les deux extrémités sont ouvertes.

En admettant que, d'une manière générale, les lois essentielles de la diffusion des gaz trouvent leur application dans les cellules vivantes, nous pouvons, en l'absence d'observations plus exactes, essayer de tracer au moins une esquisse de ce phénomène<sup>1</sup>. Prenons d'abord le cas élémentaire où une cellule isolée est entourée d'eau de tous les côtés; la sève, le liquide d'imbibition du protoplasma et la membrane formeront avec l'eau environnante une sorte de tout, dans les différentes parties duquel les molécules d'eau seront différemment groupées. Si le liquide extérieur renferme une certaine quantité d'oxygène et que ceux que contient la cellule en soient dénués, l'équilibre sera détruit et une partie des molécules gazeuses seront attirées vers la membrane; leur nombre dépendra non-seulement de la nature des liquides, mais encore de la structure moléculaire de la membrane. Le protoplasma, qui est également baigné d'eau, enlèvera à son tour à la membrane une partie de ses molécules d'oxygène, perte que celle-ci réparera aussitôt. La sève agira de la même façon, et ainsi, au bout d'un certain temps, l'équilibre sera rétabli, et le mouvement des molécules gazeuses s'arrêtera. Suivant la structure et la composition chimique des différentes parties (eau, membrane, protoplasma, sève), la densité et le mode de groupement des molécules de gaz qu'elles contiennent varieront. Mais l'oxygène répandu dans la cellule réagit sur les substances qui y sont contenues; il se forme d'abord de l'acide carbonique. L'équilibre est de nouveau rompu, et la cellule recommence à attirer de l'oxygène de l'eau environnante; la formation d'acide carbonique continuant toujours, il s'établit un courant régulier de molécules gazeuses, d'autant plus rapide que la respiration est plus énergique. L'acide carbonique produit dans la cellule commence par se répandre dans les liquides que contient celle-ci; puis, comme l'eau ambiante forme un tout avec eux, il ne tardera pas à s'y répandre aussi; sa rapidité dépendra des propriétés des

<sup>1</sup> L'expérience de Garreau (Ann. des Sc. nat. 1850) d'après laquelle l'épiderme dénuée de stomates des écailles de l'oignon, laisse passer l'acide carbonique dans de l'eau de chaux, prouve simplement que la diffusion des gaz s'opère à travers les membranes cellulaires, mais ne peut servir de point de départ pour d'autres deductions.

liquides et de la structure moléculaire des parties organisées de la cellule; mais d'une manière générale, son mode de distribution et ses mouvements différeront de ceux de l'oxygène.

Si maintenant la cellule renferme de la chlorophylle, est exposée aux rayons du soleil et que l'eau contienne de l'acide carbonique, des molécules de ce gaz pénétreront dans la cellule, tandis qu'un nombre à peu près égal de molécules d'oxygène en sortiront. L'équilibre est constamment rompu par suite de la décomposition de l'acide carbonique dans les grains verts de la chlorophylle, et ainsi il en pénètre toujours de nouvelles quantités dans ces organes. L'oxygène ainsi libéré passe par diffusion de l'intérieur des grains de chlorophylle dans la sève, puis dans la membrane et enfin dans l'eau environnante. Comme son volume est à peu près égal à celui de l'acide carbonique décomposé, que le chemin que ces deux gaz parcourent est le même, au bout d'un certain temps ils se meuvent en sens contraire avec la même rapidité. Le résultat le plus important de ce phénomène est l'accumulation de principes élaborés carbonés dans la cellule. Lors même que l'eau ne contient que très-peu de molécules d'acide carbonique, la cellule les attire à elle et devient le centre d'un courant constant.

Si nous supposons maintenant notre cellule isolée dans l'atmosphère, les différents gaz pénétreront dans la membrane, et de là dans les autres parties de la cellule, en quantités variables suivant leur coefficient d'absorption et la pression à laquelle ils sont soumis. Les résultats numériques différeront de ceux qu'on aurait obtenus dans les cas précédents, mais seront dans le même sens : la cellule deviendra toujours un centre d'attraction pour les molécules d'acide carbonique répandues dans l'air; le coefficient d'absorption considérable de ce gaz pour l'eau et la sève favorisera son accumulation dans cette dernière, et comme il est constamment détruit dans la cellule, il s'établira bientôt un courant permanent. Les mouvements de l'air, comme ceux de l'eau, favorisent ce phénomène en amenant sans cesse au contact de la cellule de nouvelles parties chargées d'acide carbonique.

Dans tous les cas que nous avons énumérés, ce sont toujours les transformations chimiques dont la cellule est le théâtre qui sont la cause constante de la rupture de l'équilibre des forces de diffusion. D'autres causes peuvent faire varier les mouvements des molécules gazeuses (température, pression barométrique), en déterminant la densité du gaz absorbé. Lorsque la cellule n'est pas immédiatement en contact avec l'eau ou l'air, mais se trouve au milieu d'une plante, de nouvelles complications apparaissent; la composition chimique, la pression du gaz contenu dans les espaces intercellulaires varient par le fait même de la diffusion; comme nous l'avons vu, ces différences avec le milieu ambiant ne s'égalisent que très-lentement, et cela influe sur les fonctions de la cellule particulière que nous avons considérée.

§ 71. Dans le paragraphe précédent, j'ai énuméré les points principaux à considérer dans une théorie du mouvement des gaz de la plante; à défaut de documents plus complets sur la diffusion, je vais

immédiatement m'occuper des mouvements des gaz à travers les canaux ouverts dans l'intérieur de la plante et de leur communication avec l'extérieur. Encore ici nous trouvons peu d'observations faites; les points principaux ont été indiqués au § 70 ; ce que je vais dire servira donc surtout de preuve expérimentale.

L'appareil représenté dans la fig. 28 peut servir à démontrer la perméabilité des vaisseaux ligneux pour l'air, et en partie leur effet capillaire sur l'eau. Sur la petite branche d'un tube de verre recourbé, on fixe au moyen d'un anneau de caoutchouc un morceau de bois vert dont l'écorce soit autant que possible intacte. Le tout est plongé dans le vase de verre *C*, rempli d'eau *F*, de manière que le niveau de celle-ci s'élève de quelques millimètres au-dessus de la face supérieure du morceau de bois. On verse alors dans la longue branche, aussi vite que possible, du mercure jusqu'à ce que la différence de niveau entre les deux branches, soit de 20 cent. On voit alors s'échapper en *h* de nombreuses bulles d'air chassées par la pression du mercure du petit bras à travers le bois; le mercure fléchit à mesure dans le long bras. Naturellement, plus la pression

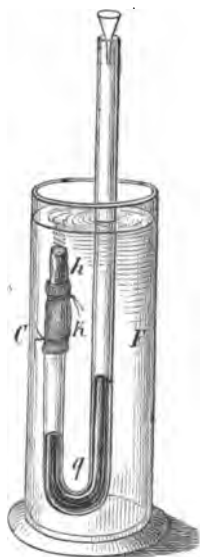


Fig. 28.

est forte, plus les bulles sont nombreuses; à mesure qu'elle diminue, les petites ouvertures cessent les premières de laisser échapper du gaz; peu à peu les grandes en donnent moins et finissent par s'arrêter aussi complètement; à cette période, la pression du mercure est encore de plusieurs centimètres; il est rare qu'elle ait complètement disparu. J'ai, par exemple, examiné au milieu d'avril des rameaux longs de 60-80<sup>mm</sup>, larges de 6-8<sup>mm</sup>, recouverts d'écorce et parfaitement frais, des arbres suivants (les chiffres indiquent la hauteur de la pression mercurielle au moment où le courant de bulles cessa entièrement<sup>1</sup>):

Prunus Cerasus . . . . .	6 cent.
Aesculus Hippoc. . . . .	6 »
Sambucus nigra . . . . .	5 »
Vitis vinifera . . . . .	1,5 »

<sup>1</sup> Je n'ai jamais vu sortir d'air de la moelle desséchée, ni des espaces intercellulaires de l'écorce, même sous une pression de 20 à 30 centimètres.

Spartium Scoparium . . . . .	5 cent.
Cratægus oxyacantha . . . . .	7,2 »
Morus alba . . . . .	2,5 »

Lorsque le mercure est arrivé à ce point, il reste pendant douze heures et plus sans bouger ; mais il fléchit immédiatement si l'on soulève le morceau de bois jusqu'au-dessus du niveau de l'eau, et qu'on laisse sécher la surface de section supérieure ; il ne tarde pas à être au même niveau dans les deux branches. C'était donc auparavant la couche d'eau *F* qui bouchait les ouvertures des vaisseaux ; mais, pour produire le même effet, il suffit d'une lamelle liquide excessivement mince qui, retenue dans les vaisseaux par la capillarité, empêche le passage de l'air ; sa force de résistance est mesurée par la hauteur de la colonne mercurielle. Les chiffres du tableau ne se rapportent qu'aux vaisseaux les plus larges ; les plus étroits cessaient bien plus tôt de laisser passer de l'air et la force capillaire y était égale à 10, 15, 20 cent. de mercure. Ces considérations sont, ainsi que je le montrerai, fort importantes pour l'étude des fonctions des stomates ; l'expérience représentée fig. 29

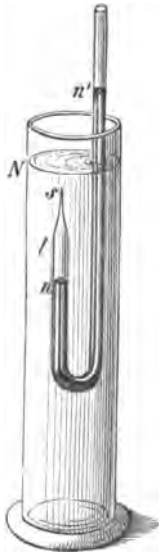


Fig. 29.

prouve leur exactitude. On effile en un capillaire extrêmement étroit, l'extrémité du bras le plus court d'un tube de verre, on le plonge dans l'eau de manière que le niveau *N* de celle-ci soit de 2 à 3<sup>mm</sup> au-dessus de la pointe *s*, et que le liquide pénètre ainsi dans l'ouverture. On verse alors du mercure dans la longue branche du tube ; lorsque la pression *a* atteint une hauteur de 20 à 25 cent., l'air *l* poussé au-dessus du niveau *n* du mercure, s'échappe en une série de petites bulles par l'ouverture capillaire. Le mercure descend peu à peu dans la longue branche ; lorsque la pression n'est plus que de quelques centimètres, il s'arrête ; le courant de bulles s'interrompt aussi et la colonne *n n'* mesure la force capillaire qui retient l'eau en *s* ; sa hauteur dépend naturellement du diamètre de l'ouverture *s* ; je l'ai vue s'élever plusieurs fois jusqu'à 16 cent. Si, maintenant, on soulève le tube de manière que la pointe

*s* dépasse le niveau de l'eau, et qu'avec du papier à filtrer on enlève la goutte qui est restée dans l'ouverture, le mercure en *n'* descend et ne tarde pas à se mettre au même niveau dans les deux branches.

L'extrémité capillaire du tube correspond évidemment aux ouvertures des vaisseaux, sur la section supérieure du morceau de bois de la fig. 28. Il faut donc toujours penser à cette force capillaire, lorsqu'on étudie la sortie de l'air par une ouverture étroite sous l'eau.

Hales (Statical essays, I, p. 156) a montré par une expérience (fig. 30) la perméabilité des vaisseaux pour l'air; il a prouvé en même temps qu'ils communiquent avec les fissures de l'écorce. Un rameau *o u* est fixé au moyen d'un bouchon et d'un enduit dans le col d'une cloche *R*; l'extrémité *u* plonge dans l'eau du petit vase *c*; l'appareil est placé sur la platine d'une pompe pneumatique à laquelle la cloche *R* sert de récipient. A mesure qu'on le vide, l'air qui pénètre par la surface *o* sort en forme de bulles par l'extrémité *u*; lors même que *o* est recouvert d'un enduit imperméable, l'air continue à passer par *u*, souvent pendant plusieurs jours; il ne peut, ainsi que Hales l'a montré, pénétrer que par les fissures de l'écorce entre *k* et *o*. Celles-ci ne communiquent donc pas seulement avec les espaces intercellulaires de l'écorce, mais aussi avec le bois, et ce dernier est plus perméable à l'air que les premiers. Si l'on enferme la branche *k o*, dans le récipient *a* rempli d'eau, il ne passe plus d'air, et le courant ne recommence que lorsque le bois est de nouveau parfaitement sec.

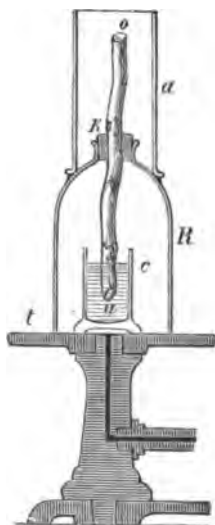


Fig. 30.

§ 72. J'ai démontré par l'expérience suivante la perméabilité des stomates pour l'air et leur communication avec les vaisseaux ligneux. Les traits principaux de l'appareil fig. 31 sont les mêmes que ceux du précédent; de l'acide carbonique, produit dans la bouteille *F*, est amené par le tube de caoutchouc *K* dans le récipient *a* qu'il remplit entièrement. Une feuille fraîche *B* est fixée au moyen d'un enduit parfaitement imperméable dans le bouchon de la cloche *R*; l'extrémité *u* du pétiole plonge dans de l'eau de chaux. Dès les premiers coups de piston, le gaz

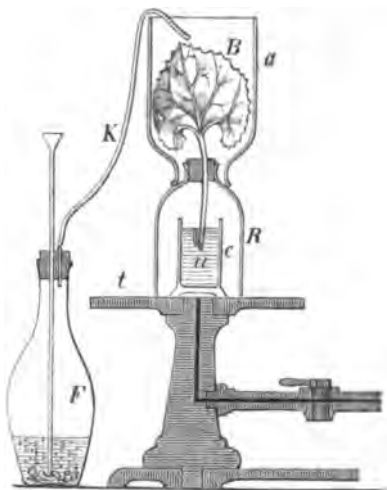


Fig. 31.



passé à travers la feuille et vient sortir en *u* où il trouble l'eau; il pénètre par les stomates, traverse les espaces intercellulaires du parenchyme et passe dans les vaisseaux; c'est exclusivement par eux qu'il sort; si le pétiole est creux, il ne s'échappe même que par le canal principal.

Si, au lieu d'une feuille, on place dans l'appareil une tige de *Brassica Napus*, de *Polygonum Fagopyrum*, de *Solanum tuberosum*, ou un rameau de *Syringa*, de *Prunus Cerasus*, on verra, dès qu'on raréfie l'air du récipient, l'acide carbonique arriver dans l'eau de chaux par la section de la tige; ainsi les vaisseaux du bois communiquent avec les stomates. Si l'on place dans la même position une plante entière avec ses racines intactes (*Brassica*, *Hordeum*, *Fagopyrum*), on ne verra passer aucune bulle de gaz; elles arrivent, au contraire, dès qu'on coupe une racine.

Au moyen de l'appareil fig. 32, il est facile de faire passer par les stomates un courant de gaz en sens inverse; il faut seulement que les différentes parties en soient construites avec le plus grand soin. Le limbe de la feuille est enfermé dans la cavité sphérique

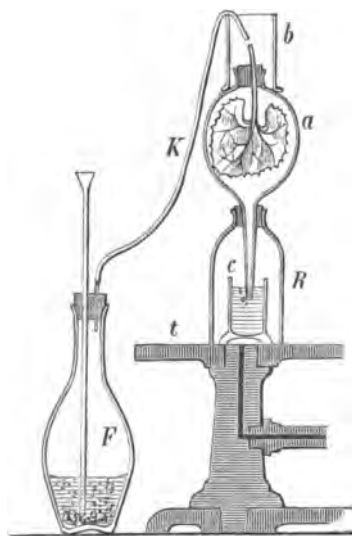


Fig. 32.

du récipient de verre *a*. Le pétiole est très-soigneusement fixé dans le bouchon, le tube terminal de *a* pénètre dans le récipient *R* et plonge dans l'eau de chaux *c*. On peut supprimer le vase *b* où arrive l'acide carbonique, en attachant le tube de caoutchouc *k* à l'extrémité du pétiole. A mesure que l'on vide le récipient *R*, l'acide carbonique pénètre dans l'eau de chaux par le tube du vase *a*; il ne peut arriver là qu'après avoir pénétré par le pétiole et être ressorti par les stomates du limbe. (*Phaseolus*, *Helianthus annuus*.) Si l'on se bornait à retourner la feuille de la fig. 31 de manière à faire

tremper le limbe directement dans l'eau, on obtiendrait un tout autre résultat, du moins avec beaucoup de plantes; il sort bien un certain nombre de bulles qui restent attachées à la surface du limbe, mais il ne se produit jamais de courant continu parce que les stomates se ferment, ou bien l'eau y pénètre et s'y maintient par la force de la capillarité.

Les stomates de feuilles plongées dans l'eau ne se ferment cependant pas toujours, et surtout pas immédiatement, spécialement là où une couche d'air revêt le limbe. La discordance qui existe entre les observations de Unger et de Mohl sur la perméabilité des stomates sont faciles à expliquer au moyen de ce fait, ainsi que je le montrerai au § 73.

Raffeneau Delille<sup>1</sup> a déjà montré qu'en soufflant dans le pétiole d'une feuille de *Nelumbium*, on faisait sortir des bulles d'air par les stomates du limbe. Leitgeb et Unger<sup>2</sup> ont fait la même observation sur des feuilles d'*Allium* et d'*Iris*, sur des tiges d'*Hippuris*, d'*Equisetum*. Ces expériences ne réussissent que lorsque le limbe n'est pas mouillé par l'eau où on le plonge; si, sur une feuille d'*Allium Cepa*, on enlève en un point avec le doigt mouillé la couche d'air adhérente, il ne sort plus de bulles que là où existe encore la couche gazeuse. On peut également reproduire par ce moyen l'expérience de la fig. 32, si l'on prend dans la bouche le limbe de la feuille et qu'on serre fortement les lèvres autour du pétiole, on verra, en soufflant, des bulles d'air sortir par l'extrémité de celui-ci. L'épiderme doit être naturellement parfaitement intact. J'ai fait cette expérience avec des feuilles d'*Arum maculatum*, *Primula sinensis*, *Rumex*, *Lupinus polyphyllus*, *Tenacetum vulgare*. J'ai assez de force pour soulever, en soufflant, une colonne de mercure de 8 à 10 cent; cette pression suffit donc pour chasser l'air à travers les stomates et produire un courant constant de bulles gazeuses, en vainquant la force par laquelle l'eau est retenue à l'extrémité des vaisseaux du pétiole. Cette expérience réussit bien mieux au moyen de l'appareil représenté dans la fig. 33. Un tube de verre long de 10 à 12 cent. et large de 4 à 5, est solidement bouché aux deux bouts; à travers le bouchon *K* passe le pétiole de la feuille *B* fixé au moyen d'un enduit; par *K'* passe l'extrémité du tube recourbé *R*. Le niveau *N* de l'eau du vase *C* s'élève de quelques millimètres au-dessus de l'extrémité du pétiole. On verse ensuite dans le tube *R* assez de mercure pour obtenir une



Fig. 33.

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. 1841, XIV, 328.

<sup>2</sup> Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. Wien, 1857, XXV.

pression  $qq'$  de 20 cent. environ. L'air qui entoure la feuille ainsi comprimé, pénètre par les stomates et sort en bulles à l'extrémité  $S$  du pétiole; au lieu d'une feuille, on peut employer un rameau entier (Oleander). Si l'on a choisi le tube  $R$  assez large pour que le niveau  $q'$  du mercure ne s'abaisse pas trop rapidement, le courant en  $S$  peut durer jusqu'à vingt-quatre heures.

§ 73. Différentes causes, et en particulier l'humidité et la lumière, contribuent à élargir ou à rétrécir le pore des stomates; ces variations ne peuvent manquer d'avoir une certaine influence sur l'égalisation des différences de pression, entre l'intérieur et l'extérieur de la plante. C'est H. von Mohl qui, dans un travail devenu classique, a, le premier, fait connaître cette particularité des stomates<sup>1</sup>. Les différences qu'on observe dans l'ouverture des pores proviennent de rapports compliqués entre les cellules du stomate et celles de l'épiderme qui l'entoure; dans certaines plantes (Orchidées), le contact de l'eau élargit l'ouverture; mais, dans le plus grand nombre des cas (Graminées, *Amaryllis formosissima*), la même cause la ferme entièrement; l'influence de la lumière est encore plus marquée; plus elle est vive, plus le pore est ouvert. D'une manière générale, lorsque les feuilles se trouvent dans l'air sec et à une lumière suffisante, l'ouverture des stomates favorise les mouvements des gaz; dans l'obscurité au contraire, lorsqu'il pleut ou qu'il fait de la rosée, leur fermeture les arrête presque entièrement. L'organisation particulière des Orchidées ne les oblige peut-être à s'écarter en rien de la manière de vivre ordinaire des plantes; leurs feuilles sont si difficilement mouillées par l'eau que ce n'est que dans des cas tout à fait exceptionnels que leurs stomates risquent de s'ouvrir dans des conditions défavorables. Dans les cas ordinaires, l'ouverture des stomates a probablement un diamètre moyen qui, tantôt augmente, tantôt diminue légèrement.

H. v. Mohl s'est surtout servi dans ses observations, de plantes monocotylédones qui sont remarquables par la grande dimension de leurs stomates (sur leur structure anatomique, voir le mémoire cité). Pour bien juger de l'influence de l'humidité, les feuilles furent injectées d'eau sous la pompe pneumatique. Il étudia ensuite l'influence de l'eau sur des stomates isolés au moyen de coupes et qui ne tenaient plus qu'à des fragments de cellules épidermiques; celles-ci ne pouvaient plus exercer aucune pression sur eux ni dans un sens ni dans l'autre. Le résultat constant fut le suivant: « Les cellules qui embrassent le pore s'écarterent dans l'eau, et se rapprochent dans l'eau sucrée (qui leur enlève de l'eau). » En employant

<sup>1</sup> Bot. Zeitung, 1856, p. 697. Bibliographie. Figures remarquables.

alternativement ces deux liquides, il fit varier assez rapidement le diamètre du pore; c'est par la turgescence des cellules que celui-ci est élargi, et par leur ramollissement qu'il est rétréci; dans l'*Amaryllis formosissima*, l'ouverture atteint dans l'eau un diamètre de  $\frac{1}{64}$  de ligne. La même observation put être faite simplement sur des morceaux d'épiderme arrachés aux feuilles de *Pancreatium illyricum*, *Lilium Martagon*, *bulbiferum*.

De ces expériences on ne peut pas conclure absolument au diamètre des stomates sur la feuille intacte; les changements de forme des cellules de l'épiderme exercent une pression sur eux, et les ferment là où isolés ils se seraient ouverts. Dans les Orchidées, où, sous l'influence de l'eau, les stomates s'élargissent, les cellules qui embrassent le pore sont, d'après H. von Mohl, soustraites par leur position à l'influence des cellules de l'épiderme. Les lis sont dans le même cas. Chez les Orchidées, l'ouverture a dans l'eau  $\frac{1}{360}$  de ligne de largeur, et dans le sirop de sucre de  $\frac{1}{300}$  à  $\frac{1}{1000}$  de ligne; chez les lis, elle oscille entre  $\frac{1}{600}$  et  $\frac{1}{400}$  de ligne. Mais, ainsi que je l'ai déjà dit, dans le plus grand nombre des cas, les stomates se ferment sous l'influence de l'eau; cela est surtout marqué chez les graminées. H. v. Mohl attribue cet effet, chez l'*Amaryllis formosissima*, à la position des cellules du stomate, qui sont comprimées par celles de l'épiderme, dès que ces dernières changent de volume. L'ouverture est entièrement fermée au bout d'un quart ou d'une demi-heure de contact avec l'eau. De ronde qu'elle était d'abord, elle prend peu à peu une forme d'ellipse très-allongée. Le sirop de sucre très-épais la rouvre en contractant les cellules de l'épiderme. Les pertes d'eau que supporte la feuille en se fanant ferment les stomates (Amici); lorsqu'on plonge alors la feuille dans l'eau, les cellules du stomate absorbent les premières du liquide, et le pore se rouvre; plus tard, celles de l'épiderme en reçoivent à leur tour, et le pore se ferme. H. von Mohl conclut que, « dans l'état normal, les tendances d'expansion des cellules du pore et de celles de l'épiderme se font mutuellement équilibre, et le stomate a une ouverture moyenne. » Sous l'influence de l'humidité, ce sont les cellules de l'épiderme qui jouent le plus grand rôle; sous celle de la lumière, ce sont les cellules du pore. Lorsque, le matin, les stomates d'*Amaryllis formosissima* se sont ouverts, les cellules de l'épiderme montrent une grande propension à les comprimer en absorbant de l'eau. Si, au contraire, les feuilles ont été exposées pendant quelques heures à un soleil de juillet, les stomates restent ouverts dans l'eau ou dans l'air humide, d'autant plus longtemps que l'insolation a été plus longue. Un matin, à 9 heures, tous les pores étaient fermés sur des feuilles fraîches de maïs; de 10 heures à 2 heures, les plantes furent exposées au soleil; les pores étaient alors ouverts et avaient  $\frac{1}{400}$  de ligne; dans l'eau, ils se refermaient rapidement; deux heures plus tard, ils restèrent une demi-heure et quelques-uns trois quarts d'heure dans l'eau avant de se refermer.

Chez le *Lilium Martagon* et *bulbiferum*, les stomates s'ouvrent faiblement dans l'eau, beaucoup plus si les feuilles sont en même temps exposées au soleil. Le matin, l'ouverture a dans l'eau  $\frac{1}{555}$  de ligne; à 4 heures après midi,  $\frac{1}{377}$  à  $\frac{1}{280}$ . Pour expliquer ce fait, Mohl suppose que, pendant l'insolation, il s'accumule dans les cellules du stomate qui contiennent de la chlorophylle une certaine proportion de substances endosmotiques;

elles acquièrent donc plus d'énergie que les cellules de l'épiderme dénuées de chlorophylle ; leurs parois n'étant pas partout de même épaisseur, elles doivent changer de forme en absorbant de l'eau par endosmose. Une autre théorie consiste à attribuer uniquement ces phénomènes au pouvoir d'imbibition des membranes. Mais aucune des deux ne s'appuie sur des preuves positives.

Pour faire concorder les observations d'Unger avec celles de Mohl, il suffit de considérer et d'expliquer tous les différents cas qui peuvent se présenter lorsqu'on trempe dans l'eau une feuille de plante terrestre. Premièrement, elle est ou n'est pas mouillée par l'eau ; dans le second cas, elle est enveloppée d'une couche d'air, et, sous une certaine pression, un courant gazeux s'échappe par les stomates ; si la submersion dure trop longtemps, la couche d'air peut être absorbée par l'eau ; les stomates sont mouillés, et la feuille rentre alors dans le premier cas ; les pores se ferment sous l'influence de l'eau, et l'air ne peut plus en sortir, ou bien, comme chez les Orchidées, ils s'ouvrent davantage, et d'après la démonstration que j'ai donnée § 71  $\alpha$ , l'eau y pénètre et les ferme par la force capillaire.

Unger<sup>1</sup> organisait ses expériences ainsi que le montre la fig. 34 ; une feuille creuse (dans la figure, *Allium Cepa*), un pétiole ou un morceau de tige également creux sont liés sur l'extrémité du bras le plus court d'un tube de verre *g* ; l'appareil est plongé dans l'eau ; du mercure est versé dans le bras le plus long, de manière à obtenir une pression de 15 à 20 cent. L'air contenu dans le petit bras est chassé dans la cavité de l'organe, puis dans les espaces intercellulaires, et enfin sort par les stomates, si ceux-ci ne sont pas fermés ou bouchés par la force capillaire de l'eau.

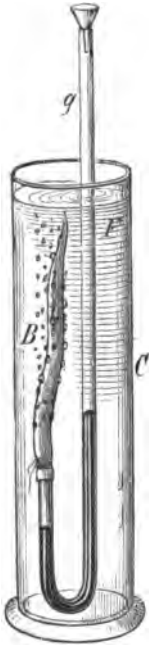


Fig. 34.

Lorsqu'en *B* se trouve une feuille d'*Allium fistulosum*, de *Nymphæa alba*, ou une tige feuillée d'*Hippuris vulgaris*, de *Lysimachia thyrsoiflora*, de *Menianthes trifoliata*, de *Gratiola officinalis*, des bulles d'air s'échappent par toutes les surfaces munies de stomates.

On ne voit point sortir, comme pourraient le croire ceux qui n'ont pas l'habitude de ces expériences, des milliers de petites bulles correspondant au nombre des stomates ; mais, de place en place, on voit se détacher de grosses bulles de la couche argentée qui enveloppe la feuille, et dans laquelle l'air qui s'échappe des stomates commence par se répandre. Si l'expérience (fig. 34) dure quatre jours environ, 15 à 20 cent. de mercure ne suffisent plus pour chasser l'air à travers la feuille, tandis qu'au commencement 5 à 6 suffisaient. Unger attribue cela (l. c., p. 564) à la fermeture des stomates causée par l'absorption d'eau par les cellules de l'épiderme. Cela peut tenir aussi à ce que l'eau qui maintenant mouille les feuilles ferme les pores.

Si en *B*, fig. 34, se trouvaient des feuilles d'*Orchis ma-*

<sup>1</sup> Sitzungsber. der k. Akad. der Wiss. Wien, 1857, XXV, 459.

culata, de *Gymnadenia conopsea*, de *Lilium Martagon* et *candidum*, il n'était jamais possible ni au commencement, ni à la fin des expériences de faire sortir de l'air par les stomates. Ce sont toutes les plantes dont, suivant Mohl, les pores s'ouvrent au contact de l'eau; d'après Unger, l'air aurait dû en sortir d'autant plus facilement, mais il suffit, pour expliquer cette anomalie, de se reporter à la force capillaire qui, ainsi que nous l'avons vu, fait équilibre dans un tube de verre à une pression de 16 cent. de mercure; les stomates étant encore beaucoup plus étroits, l'effet doit être bien plus marqué. De plus, si les cellules qui avoisinent le pore sont mouillées par l'eau, la surface de celle-ci se termine en un ménisque concave. (Pour l'importance de ce fait, voyez : Théorie de la capillarité, dans Willner, *Lehrb. der experim. Physik*, 1863, I, p. 215-226, et Jamin, *Comptes rendus*, 1860, L, 172, 311.)

Une expérience très-simple et qui ne nécessite aucun appareil, prouve une fois de plus qu'il n'est pas besoin que les stomates soient fermés sous l'eau pour ne pas laisser passer d'air. Si l'on tient solidement entre les lèvres le pétiole de certaines feuilles, tout en plongeant le limbe dans l'eau (*Arum maculatum*, *Primula sinensis*, *Tenacetum vulgare*, *Rumex sapientium*, etc.), on aura beau souffler énergiquement, il ne passera pas d'eau par les stomates (chez moi, la pression ainsi produite équivaut à 8-10 cent. de mercure); il peut sembler, au premier coup d'œil, que les stomates se sont fermés, mais il n'en est point ainsi; si au lieu de souffler on aspire fortement (je puis soulever ainsi une colonne de 25-31 cent. de mercure), le limbe s'injecte rapidement; l'eau pénètre (ainsi que le montre la couleur de la feuille) dans les espaces intercellulaires par les stomates. Ceux-ci ne sont donc pas fermés, et s'ils ne laissent pas sortir d'air, c'est uniquement à cause de l'eau qui y pénètre et qui est maintenue par capillarité. La même chose se présente dans le tube capillaire *S*, fig. 29; sous une pression de 16 cent. de mercure, il ne laisse pas sortir d'air; mais en aspirant, l'eau y pénètre rapidement.

D'anciennes expériences de Dutrochet<sup>1</sup> jettent encore une certaine lumière sur la constitution des stomates. Il plonge le limbe d'une feuille de *Nymphæa alba* dans l'eau, au-dessus du niveau de laquelle s'élevait le pétiole; il plaça le vase dans le récipient d'une pompe pneumatique; à mesure qu'il fit le vide, l'air s'échappa par les vaisseaux du pétiole; il ne vit sortir aucune bulle par les stomates. De même en rentrant, l'air pénétra par le pétiole et se répandit de là dans toute la feuille, dont aucune partie ne fut injectée d'eau. Lorsqu'au contraire le pétiole lui-même était aussi submergé, il s'échappa pendant la raréfaction, des bulles d'air par sa surface de section (toujours point par les stomates), et lorsque la pression atmosphérique commença à se faire sentir, ce fut l'eau qui, à son tour, pénétra par cette voie et, ainsi que le montra le changement de couleur, se répandit de là dans toute la feuille. Ici, les stomates s'étaient bien fermés dans l'eau, puisque celle-ci ne pénètre pas par leur ouverture sous l'influence de la pression atmosphérique. Le *Camellia japonica* offre des phénomènes analogues. Dans les feuilles d'*Ilex aquifolium*, de *Prunus*

<sup>1</sup> *Mém.* I, 394.

Laurocerasus, au contraire, l'eau pénétra par tous les stomates dans le limbe submergé; les pores n'étaient donc pas fermés.

Enfin, Unger a montré que les stomates d'une feuille d'*Allium fistulosum* injectée d'eau sont encore perméables à ce liquide. Il attachait une de ces feuilles, intacte, longue de plusieurs pouces, à l'extrémité inférieure d'un tube de verre, qu'il remplit ensuite de 8 pieds d'eau. Celle-ci pénétra dans les espaces intercellulaires et de là dans les stomates, mais lentement; en vingt-quatre heures, il ne s'en écoula que 7 cent. cubes. Mais lorsque la feuille était auparavant injectée d'eau, il en recueillit dans le même temps 30 cent. cubes. Unger explique cela par l'adhésion de l'air aux parois des espaces intercellulaires; on pourrait, en effet, comparer cette feuille aux tubes alternativement élargis et rétrécis de Jamin; lorsque les parties les plus larges contiennent de l'air et les plus étroites de l'eau, il ne s'écoule rien, même sous une forte pression (§ 60). Dans la première expérience, les espaces intercellulaires ne se remplissaient que partiellement d'eau; il y restait toujours des bulles d'air.

§ 74. Les espaces intercellulaires qui communiquent entre eux dans toute la plante et qui se trouvent également en relation avec les stomates, sont, dans les véritables plantes terrestres, des canaux d'une excessive ténuité et ne permettent pas des mouvements bien rapides à l'air qui les traverse; les différences de pression entre l'extérieur et l'intérieur ne pourront donc que très-difficilement s'égaliser. La forme très-irrégulière de ces canaux et leurs rétrécissements fréquents concourent au même but en soumettant l'air qui les traverse à un frottement énergique. Comme les gaz renfermés dans la plante sont constamment soumis à des changements de pression et de composition, à cause de la diffusion et des transformations chimiques dont les cellules sont le théâtre, on devra s'attendre à les trouver toujours dans un état différent de l'atmosphère extérieure. C'est ce qu'ont remarqué tous les observateurs attentifs.

Indépendamment des transformations chimiques qui font osciller la quantité d'oxygène et d'acide carbonique renfermés dans les tissus et qui produisent des courants dirigés tantôt du dehors au dedans, tantôt du dedans au dehors, il existe des causes nombreuses qui tendent constamment à mettre l'air en mouvement dans la plante :

- 1) Les oscillations de la pression atmosphérique extérieure.
- 2) Les mouvements de la tige, des rameaux et des feuilles causés par le vent: lorsque, par les brusques courbures de ces organes, les tissus sont tantôt comprimés, tantôt étirés, les gaz sont poussés ici et là; une partie est chassée au dehors et il en pénètre de nouveau de l'extérieur.
- 3) Les oscillations de température, qui font sortir une

partie de l'air contenu dans la plante, lorsque celui-ci se dilate, et qui, au contraire, en attirent de l'extérieur lorsqu'il se contracte.

4) La transpiration des feuilles et l'absorption d'eau par les racines ne se font pas toujours équilibre; les cellules, en se remplissant et en se vidant, diminuent et agrandissent les espaces intercellulaires, et ainsi mettent les gaz en mouvement. Suivant que la plante sera plus ou moins pleine d'eau, ceux-ci seront donc soumis à une pression inférieure ou supérieure à la pression atmosphérique. Ce n'est que très-lentement que toutes ces différences pourront s'égaliser.

Si l'on fixe un rameau feuillé ou le pétiole d'une grande feuille à l'extrémité supérieure d'un tube de verre de 3 à 5<sup>mm</sup> de diamètre, dont la base plonge dans de l'eau ou du mercure, on verra le liquide monter peu à peu. La plante absorbe une partie de l'oxygène contenu dans le tube; la pression est ainsi diminuée; l'effet doit se faire sentir dans les espaces intercellulaires, vaisseaux, etc., du rameau qui communiquent avec le tube. Mais ces cavités sont, de leur côté, en relation avec l'extérieur par les stomates; cette expérience montre donc avec quelle difficulté s'égalisent les différences de pression. Hales<sup>1</sup> vit l'eau monter dans un tube, sur lequel était lié un rameau de pommier, de quelques pouces en trois heures. J'ai fait la même expérience avec un rameau d'*Aesculus Hippocastanum* muni de plusieurs jeunes feuilles. Le mercure monta dans le tube, en neuf heures, de 2 cent. Avec une feuille de choux, il monta en vingt-quatre heures de 3 cent.; mais la feuille se fana, et les stomates se fermèrent.

Toutes les causes que nous avons énumérées montrent que l'air, dans l'intérieur de la plante, doit offrir une composition chimique sensiblement différente de celle de l'atmosphère, puisque les échanges de molécules ne peuvent se faire que très-lentement. C'est ce que prouvent les recherches de Gardner<sup>2</sup>, de Saussure, Dutrochet<sup>3</sup>, Bischoff<sup>4</sup>, Franz Schulze, Calvert, Ferrand<sup>5</sup>. Ces deux derniers observateurs ont analysé l'air contenu dans les légumes de *Colutea arborescens* en les faisant éclater sous du mercure. Ils opérèrent de la même manière sur différentes tiges creuses<sup>6</sup>. Dans les légumes de *Colutea*, l'air était toujours plus riche en acide carbonique que l'atmosphère ambiante; c'était surtout le cas pendant la nuit; plus la lumière avait été vive et prolongée, plus il y avait d'oxygène. Plus les légumes étaient verts, c'est-à-dire plus ils pouvaient décomposer d'acide carbonique, plus ces différences étaient marquées. Les deux auteurs attribuent cela, avec beaucoup de justesse, « à la perméabilité très-limitée »

<sup>1</sup> Statical essays, London, 1731, I, 155.

<sup>2</sup> Froriep's Notizen, 1846, Band XXXVIII, n° 21.

<sup>3</sup> Mém. I, 340.

<sup>4</sup> Rochleder, Chem. u. Physik der Pfl. 1858, p. 113.

<sup>5</sup> Knop qui soutient le contraire ne se fonde sur aucune observation. Landw. Versuchsstat. I, 154.

<sup>6</sup> Comptes rendus, 1843, XVII, 955.



des carpelles, qui se conduisent comme des vaisseaux fermés dans lesquels s'opèrent des transformations chimiques. — Je citerai comme exemple la tablelle qui se rapporte aux légumes d'un âge moyen.

*Composition de l'air dans les légumes de Colutea arborescens, d'après Calvert et Ferrand.*

Heure.	Lumière du ciel.	L'air contenant dans 100 parties :		
		Oxygène.	Acide carbonique.	O+CO <sup>2</sup> .
11	Nuit.	20,496	2,746	23,242
7	Matin, couvert.	20,673	2,618	23,291
12	Midi, couvert.	20,908	2,429	23,337
4	Soir, couvert.	20,901	2,432	23,383
7	Matin, soleil.	21,086	1,903	23,989
12	Midi, soleil.	21,293	1,419	22,712
4	Soir, soleil.	21,176	1,438	22,614

Dans les tiges creuses, les mêmes observateurs trouvèrent des caractères analogues, mais moins marqués que dans les légumes.

*Air dans les tiges creuses.*

Nom des plantes.	C. O <sup>2</sup> .		O.	
	Nuit.	Jour.	Nuit.	Jour.
Heracleum spondylium. . . . .	—	1,408	—	19,653
Angelica Archangelica. . . . .	2,581	1,766	20,364	19,784
Ricinus communis . . . . .	3,078	2,721	18,656	16,876
Dahlia variabilis . . . . .	3,133	2,881	18,823	18,119
Arundo Donax . . . . .	4,619	4,407	18,691	18,193
Leycesteria formosa . . . . .	2,879	2,267	19,137	18,703
Sonchus vulgaris . . . . .	—	2,326	19,774	17,971

D'après F. Schulze<sup>1</sup>, les différences sont encore plus grandes entre l'air contenu dans la plante et celui qui est à l'extérieur ; dans les cavités des chaumes des graminées, de Rumex, d'Angelica officinalis, il trouva de l'azote presque pur contenant à peine 0,5 % d'acide carbonique. Lorsque les tiges étaient tout à fait intactes, il n'y rencontrait pas la moindre trace d'oxygène.

<sup>1</sup> Schultze, Lehrb. der Chem. f. Landwirthe, 1853, I, 58.

## IX

## INFLUENCE DE L'OXYGÈNE ATMOSPHERIQUE

## CHAPITRE NEUVIÈME

**Respiration des plantes; Production de chaleur; Phosphorescence.**a. *Respiration* <sup>1</sup>.

§ 75. *La présence d'une atmosphère contenant de l'oxygène est absolument nécessaire aux cellules pour l'accomplissement de leurs fonctions.* Les transformations chimiques et les mouvements moléculaires qui caractérisent constamment la vie des cellules, ne peuvent s'exécuter qu'aussi longtemps que l'oxygène de l'atmosphère y pénètre à l'état libre. Si la source de production de ce gaz est tarie ou seulement diminuée, la croissance cesse, les courants du protoplasma, les mouvements périodiques des feuilles et des fleurs s'arrêtent et les organes irritables perdent leur sensibilité. Si la privation de l'oxygène ne dure pas trop longtemps, les cellules conservent la capacité de reprendre leurs fonctions. Mais si l'interruption est trop longue, des signes de décadence et de désorganisation se ma-

<sup>1</sup> Je désigne exclusivement sous ce nom les transformations chimiques qui, dans les cellules vivantes, sont amenées par l'affinité de l'oxygène atmosphérique, et qui aboutissent ordinairement à la production d'acide carbonique. Discussion de cette manière de voir § 78.

nifestent et la cellule perd à tout jamais la capacité de reprendre ses fonctions. Je vais d'abord indiquer les faits sur lesquels reposent les thèses que je viens d'énoncer ; j'essaierai ensuite de présenter quelques considérations théoriques sur leur signification physiologique et sur leur véritable nature.

α) Dutrochet<sup>1</sup>, le premier, a reconnu que la présence de l'air et de l'oxygène dans les *tissus des organes irritables* et de ceux qui sont animés de mouvements périodiques est indispensable à la manifestation de leurs propriétés. La raréfaction de l'air dans le récipient d'une pompe pneumatique agit d'abord sur les feuilles sensibles d'un Mimosa comme un ébranlement mécanique ; plus tard, elles deviennent rigides comme dans l'obscurité, mais en gardant la position diurne ; les mouvements périodiques cessent, elles ne sont plus irritables. Kabsch<sup>2</sup> a récemment confirmé ces faits. Mais la plante retrouve toutes ses propriétés lorsqu'elle est de nouveau exposée à l'air. Les folioles de Robinia Pseudo-Acacia qui continuent leurs mouvements périodiques dans l'eau renfermant de l'air les interrompent, suivant Dutrochet, dans celle qui n'en contient plus ; elles conservent la position diurne, mais accompagnée de la rigidité nocturne<sup>3</sup> ; le même auteur a vu que les feuilles, animées de mouvements périodiques, de Leontodon Taraxacum et de Sonchus oleraceus restent immobiles dans le vide (l. c. p. 471). D'après Kabsch, les étamines de Mahonia et de Berberis deviennent rigides lorsque la pression atmosphérique n'est plus que de 20 à 24<sup>mm</sup> de mercure ; avant de perdre leur irritabilité, elles exécutent pendant la raréfaction de l'air une dernière oscillation et restent dans leur position de repos. Les étamines d'Helianthemum vulgare deviennent rigides lorsque la pression atmosphérique n'est plus que de 5 à 10 lignes. Ces organes retrouvent plus tard leur irritabilité lorsqu'ils sont de nouveau plongés dans une atmosphère suffisamment dense.

La nécessité de la présence de l'oxygène ressort d'une manière encore plus frappante lorsqu'on voit les organes irritables devenir rigides dans un gaz indifférent d'une densité normale. Je passe les expériences faites avec de l'acide carbonique ou de l'ammoniaque, parce qu'ils agissent d'une manière plus ou moins délétère sur les tissus. Mais dans l'azote, Kabsch (l. c., p. 347) a trouvé que les

<sup>1</sup> Mém. I, 562.

<sup>2</sup> Bot. Zeitung, 1862, 342. Les feuilles de Mimosa pudica, rigides dans l'air raréfié sont encore, suivant cet auteur, sensibles aux chocs d'induction.

<sup>3</sup> Voyez Sachs, Rigidité passagère des organes irritables, etc. Flora, 1863.

étamines de *Berberis* perdent rapidement leur sensibilité pour la retrouver, si, au bout de 10 à 15 minutes, on les expose de nouveau à l'air; mais un séjour un peu plus long dans l'azote les rend à jamais immobiles<sup>1</sup>. Dans de l'air mélangé à parties égales avec de l'hydrogène, ces étamines conservent leur irritabilité; mais le séjour dans l'hydrogène pur les rend rigides en quelques minutes; au contact de l'air, elles reprennent sans doute leurs propriétés; toutefois, si elles en ont été éloignées trop longtemps, elles demeurent rigides, bien que les feuilles et les bourgeons paraissent encore parfaitement sains. D'après Kabsch, elles conserveraient leur irritabilité dans l'oxydure d'azote, mais cette affirmation demande à être prouvée<sup>2</sup>. Ce qui est plus positif et plus important, c'est que, au bout d'une demi-heure, l'irritabilité des mêmes étamines disparaît dans l'oxygène pur, momentanément d'abord, mais au bout de quelques heures d'une manière permanente. Ainsi, si d'un côté la privation de l'oxygène anéantit l'irritabilité, d'un autre côté ce gaz, trop énergique lorsqu'il n'est pas affaibli par son mélange avec l'azote, agit d'une manière tout aussi funeste. Il semble ainsi que l'action de l'oxygène sur le cours normal de la vie doive être maintenue dans de certaines limites; c'est sa densité qui détermine l'énergie de son influence; s'il est très-dilué, ce n'est que trop lentement que l'organe pourra absorber ce qui lui est nécessaire; si, au contraire, il est en très-forte proportion, l'action oxydante sera trop active. Bien que les auteurs ne l'aient mentionné nulle part, il est évident que la température doit avoir une grande influence sur le cours de ces expériences<sup>3</sup>.

β) La nécessité de la présence de l'oxygène pour entretenir les courants du protoplasma n'est prouvée que par les recherches de Kühne<sup>4</sup> sur le protoplasma, des Myxomycètes et sur celui des filets staminaux de *Tradescantia*. Il plaça un plasmodium desséché de *Didymium serpula* dans un petit vase en verre rempli d'eau distillée, renversa celui-ci sur du mercure et put l'observer au micros-

<sup>1</sup> Il ne me semble pas que Kabsch ait pris, dans ses expériences, des précautions suffisantes contre l'introduction d'un gaz délétère qui serait ici l'oxyde de carbone.

<sup>2</sup> Peut-être l'oxydure d'azote peut-il en quelque mesure être décomposé et fournir ainsi de l'oxygène à la respiration.

<sup>3</sup> Il ne me paraît point nécessaire d'entreprendre ici une réfutation de la théorie obscure que Kabsch, appuyé sur ses expériences, a émise sur les causes des mouvements des organes végétaux. Voyez à ce sujet notre § 78 et le chapitre « Tension des tissus. »

<sup>4</sup> Unters. über das Protoplasma. Leipzig, 1864, p. 83-108.

cope. Bien que pénétré d'eau, le Plasmodium ne changea pas de forme ; mais lorsque l'opérateur eut laissé entrer quelques bulles d'air, le protoplasma commença, au bout de cinq heures, à se ramifier et à s'étendre. Si l'eau n'ayant pas été bouillie renfermait de l'air, le mouvement commençait de lui-même. Il plaça ensuite un plasmodium sur un porte-objet dans un récipient saturé de vapeur d'eau, et en chassa tout l'air par un courant d'hydrogène qui dura plusieurs heures ; le mouvement fut empêché ; l'effet fut encore plus rapide avec de l'acide carbonique, qui probablement avait par lui-même une influence fâcheuse. Les Didymium, qui étaient restés immobiles dans l'hydrogène, commencèrent à se développer après quelques heures de séjour dans l'atmosphère. Si le mouvement était commencé avant l'expérience, il était interrompu pendant ce temps et recommençait quelques minutes après.

Les courants de protoplasma s'arrêtèrent dans les poils staminateux de Tradescantia, lorsque ceux-ci furent enveloppés d'une couche d'huile qui empêchait l'accès de l'air ; ils recommencèrent lorsque l'huile eut été remplacée par de l'eau. Le même effet fut produit par un courant d'hydrogène arrivant dans un récipient saturé de vapeur d'eau ; à l'air, le mouvement recommença en quelques minutes.

γ) *Les transformations chimiques et les mouvements moléculaires* qui caractérisent la croissance des cellules, des tissus et des organes ne s'exécutent également que sous l'influence de l'oxygène qui pénètre par diffusion dans leur intérieur, ainsi que l'ont prouvé les recherches de Th. de Saussure, l'un des plus remarquables observateurs des temps modernes<sup>1</sup>. Il a montré que les plantes sans organes verts ne peuvent jamais vivre dans une atmosphère dénuée d'oxygène ; les plantes vertes ne le peuvent pas davantage dans l'obscurité ; mais si chaque jour elles sont suffisamment éclairées, elles peuvent végéter un certain temps dans une atmosphère d'azote, d'hydrogène, d'oxyde de carbone et même dans le vide du récipient d'une pompe pneumatique. Ce phénomène n'est, dit-il, possible que parce que ces plantes elles-mêmes répandent de l'oxygène dans le milieu où elles se trouvent ; si on l'enlève à mesure qu'elles le produisent, leur développement s'arrête. Il est impossible d'estimer la quantité de ce gaz, dont certaines plantes ont besoin pour leur entretien. Des graines enfermées dans un récipient plein d'azote et

<sup>1</sup> Recherches chimiques sur la végétation, 1804, chap. VI.

arrosées avec de l'eau distillée ne germent pas ; si elles avaient commencé à germer, elles tombent en pourriture ; mais si quelques feuilles étaient déjà épanouies, les petites plantes peuvent dans ces conditions continuer à croître<sup>1</sup> pendant un certain temps (pois, *Lepidium sativum*, *Polygonum amphibium*) ; des rameaux de *Populus nigra* et de *Salix alba*, dont les feuilles étaient sur le point de s'épanouir, ne continuèrent pas à se développer dans l'azote, même au soleil ; au bout de quinze jours ils pourrissaient, tandis que ceux qu'on avait maintenus à l'air libre s'étaient complètement feuillés. Même les moisissures qui avaient commencé à croître dans le récipient, s'arrêtèrent lorsqu'elles se trouvèrent dans l'azote pur. Des boutons de rose, de lis et d'œillet, qui étaient sur le point de s'épanouir, tombèrent également en pourriture dans l'azote pur.

L'oxygène qui, dans l'azote et dans l'hydrogène pur, prend naissance sous l'influence de la lumière, provient, suivant de Saussure, de la décomposition de l'acide carbonique qui était contenu dans les tissus avant le commencement de l'expérience, ou qui s'y était produit durant son cours ; il faut tenir compte aussi d'un peu d'eau décomposée.

L'oxygène produit par la plante se répand dans l'atmosphère du récipient, et de là est pris par les organes non verts, et en partie aussi par les verts, pour servir à la production d'acide carbonique, lequel à son tour est de nouveau décomposé. Lorsque la plante a ainsi exhalé une certaine quantité d'oxygène servant à sa respiration, celui-ci n'augmente plus ; il y a exactement autant d'acide carbonique produit pendant la nuit qu'il y en a de décomposé pendant la journée. C'est ainsi que des plantes de *Lythrum Salicaria*, d'*Inula dysenterica*, d'*Epilobium hirsutum*, *montanum*, de *Polygonum Persicaria* se maintinrent pendant des mois dans un récipient rempli d'azote, et même crûrent un peu lorsqu'elles recevaient chaque jour les rayons du soleil. Des pois végétèrent aussi dans cette position pendant un mois ; mais au bout de ce temps, ils étaient très-faibles, puisqu'il n'y avait pas eu d'assimilation productive. Un *Opuntia* et un *Sedum Telephium* vécut pendant trois semaines dans l'azote, au soleil ; à l'ombre, ils commencèrent à se décomposer au bout de cinq ou six jours. — Lorsque dans le récipient plein d'azote, où se trouvaient un *Polygonum* ou un *Lythrum*, de Saussure introduisait

<sup>1</sup> Il ne s'agit naturellement que du développement aux dépens des principes élaborés mis en réserve.

de la chaux ou de la potasse, les plantes ne tardaient pas à périr, parce que l'acide carbonique, absorbé par ces bases, ne pouvait plus être décomposé et que la source d'oxygène se trouvait ainsi tarie. L'expérience contraire, dans laquelle on fait absorber directement l'oxygène par de la fleur de soufre ou de la limaille de fer, ne me paraît pas entièrement concluante. Dans l'oxyde de carbone et dans l'hydrogène, tout se passe comme dans l'azote. Dans le vide du récipient de la pompe pneumatique, des germes et des bourgeons ne continuent pas à se développer, ils sont comme paralysés. Mais si les organes à chlorophylle étaient déjà développés, les plantes pouvaient vivre des semaines entières dans le récipient (qu'on vidait chaque jour à nouveau) et même croître, parce qu'elles produisaient toujours à nouveau de l'oxygène sous l'influence de la lumière (qui devait n'être pas trop intense) (*Polygonum Persicaria*, etc.).

§ 76. *Élimination d'acide carbonique dans la respiration.* Les tissus qui absorbent de l'oxygène dans l'atmosphère ambiante, éliminent constamment des quantités plus ou moins considérables d'acide carbonique, pas toujours cependant dans un rapport numérique déterminé avec la quantité d'oxygène absorbé. Le caractère le plus essentiel de ce phénomène est que le carbone provient de la décomposition des principes élaborés de la plante, ce qui tend toujours à en diminuer le poids; l'oxygène de cet acide carbonique provient, en général, de celui qui a été absorbé par la respiration; dans certains cas, cependant, on ne peut pas remonter à cette source, du moins immédiatement. — D'une manière générale, l'élimination d'acide carbonique est d'autant plus considérable que l'activité vitale de l'organe est plus énergique (germes, bourgeons sur le point de s'épanouir, organes reproducteurs et en général toutes les parties qui croissent rapidement); elle augmente aussi à mesure que la température s'élève<sup>1</sup>.

Dans les plantes à chlorophylle, les données expérimentales deviennent beaucoup moins claires lorsque, sous l'influence de la lumière, le phénomène opposé se manifeste (absorption de l'acide carbonique et élimination de l'oxygène); l'inconvénient est d'autant plus grand que ce dernier déplace des quantités de gaz beaucoup

<sup>1</sup> Th. de Saussure (Rech. chim., etc.) a déjà remarqué que l'absorption d'oxygène dans les Cactus est plus considérable entre 20 et 25° R. qu'entre 10 et 15° R. D'après Corenwinder (Comptes rendus, 1863, LVII, 266) l'élimination d'acide carbonique diminue avec la température et cesse à 0°. D'après Garreau (Ann. des Sc. nat. 1851, XV, 27) elle s'arrête déjà entre 5 et 8° C.

plus considérables que la respiration. — On peut considérer comme parfaitement claire et universelle, l'élimination d'acide carbonique dans tous les organes ou végétaux entiers dont les tissus ne renferment pas de chlorophylle, tels que germes, bourgeons, fleurs, racines, champignons, plantes parasites et non parasites dénuées de chlorophylle. Chez les organes à chlorophylle, ces résultats sont aussi positifs dans l'obscurité. Les difficultés ne commencent que lorsqu'il s'agit de décider si, sous l'influence de la lumière, les feuilles éliminent de l'oxygène en décomposant de l'acide carbonique, et en même temps éliminent de l'acide carbonique en absorbant de l'oxygène.

Il faut naturellement laisser ici entièrement de côté le cas qui peut se présenter, où l'acide carbonique qui s'échappe de la plante y a d'abord pénétré de l'extérieur; cela n'a rien à faire avec la respiration; on a voulu toutefois dans ces derniers temps, en se fondant sur ce fait, nier entièrement le phénomène de la respiration. Des expériences positives rendent ces conclusions inadmissibles.

Nous allons d'abord étudier la manière dont se manifestent ces phénomènes, avant de nous occuper des transformations chimiques qui y sont liées.

Il faut encore remarquer que les chiffres que je vais citer, ne peuvent donner qu'une image approximative des rapports numériques des gaz mis en mouvement par la respiration. Pour avoir une analyse parfaitement exacte et concluante de ces phénomènes, il faudrait pouvoir séparer ce qui tient aux transformations chimiques proprement dites, des modifications occasionnées par la diffusion et par les changements de pression. Les résultats sont d'autant plus inexacts qu'on enferme, en général, la plante à examiner dans un récipient étroit, estimant l'effet de la respiration par les changements de volume des gaz; les modifications constantes dans la composition chimique et dans la pression de cette atmosphère limitée doivent singulièrement influencer le cours de cette fonction. Enfin, pour s'entourer de toutes les précautions désirables, il faudrait encore analyser les gaz que contient la plante avant et après l'expérience; c'est ce qu'on n'a fait que bien rarement. Je n'attache, par contre, pas grande importance aux indications données sur l'inspiration et l'expiration d'azote; ce fait n'a évidemment rien à faire avec la respiration proprement dite, et provient uniquement de la diffusion et des différences de pression. Les seules recherches qui remplissent à peu près toutes les conditions que je viens d'énumérer, sont dues à



de Saussure ; je fais surtout cas de celles qui se rapportent à l'*O-puntia*.

α) *Germes*. Dans aucune période de la végétation, l'absorption de l'oxygène et la production de l'acide carbonique n'ont été étudiées par autant d'observateurs que pendant la germination. Il est cependant difficile d'être parfaitement au clair sur les rapports quantitatifs des gaz absorbés et éliminés, et sur les différentes circonstances qui agissent sur ce phénomène.

1. La quantité d'acide carbonique produit pendant la germination, varie d'après la nature de la graine (Saussure, Oudemans et Rauwenhoff) ; elle est différente à différentes périodes de la germination (Oudemans et Rauwenhoff, Fleury) ; très-faible d'abord, elle augmente constamment pendant les premiers jours (Fleury). D'après Oudemans et Rauwenhoff, la formation d'acide carbonique est surtout énergique chez les plantes dont les cotylédons s'élèvent jusqu'au-dessus du sol. D'après de Saussure<sup>1</sup>, dans une même espèce, le poids de l'acide carbonique produit est proportionnel à celui de la graine ; 4 fèves remarquablement grosses, pesant autant que 23 petites de la même espèce, absorbèrent pendant leur germination exactement la même quantité d'oxygène que celles-ci. Comme la température influe sur la rapidité de la germination, cette cause modifiera aussi la quantité d'acide carbonique qui est produit dans un temps donné ; mais nous manquons à ce sujet d'observations positives. Enfin, d'après de Saussure, toutes choses égales d'ailleurs, la quantité d'acide carbonique produit est plus considérable lorsque la germination a lieu dans l'oxygène pur ; ainsi, plus la densité de celui-ci est grande, plus son action oxydante est énergique dans la graine.

2. La quantité d'oxygène absorbé varie dans différentes espèces de graines, et chez la même, à différentes périodes de la germination ; plus grande au commencement, elle diminue plus tard (Oudemans et Rauwenhoff).

3. Il n'y a pas de relation positive entre la quantité d'acide carbonique exhalé (dans un récipient fermé) et la quantité d'oxygène absorbé ; au commencement, le second dépasse le premier ; plus tard, c'est l'opposé qui a lieu (Oudemans et Rauwenhoff). De Saus-

<sup>1</sup> Cette idée de de Saussure ne me paraît pas prouvée ; il a compris dans son estimation le poids des enveloppes desséchées de la graine ; celles-ci doivent jouer dans la production de l'acide carbonique un rôle tout différent de celui des parties vivantes du germe.

sure, au contraire, était arrivé par ses observations à l'idée que les germes exhalent toujours un volume d'acide carbonique exactement semblable à celui de l'oxygène absorbé; ce gaz servirait donc uniquement à la combustion d'une partie du carbone de la plante. Cet auteur lui-même a plus tard modifié ses vues, en montrant que les graines huileuses absorbent toujours plus d'oxygène qu'elles n'exhalent d'acide carbonique; le surplus est donc employé à d'autres usages qu'à la combustion du carbone. Des derniers travaux publiés sur ce sujet, ceux de Fleury, il ressort que les graines huileuses fixent toujours un peu d'oxygène dans leurs tissus pendant la germination.

4. Boussingault, qui, en comparant les analyses de graines germées et non germées, en avait conclu que, pendant cette période, il se produit toujours un peu d'oxyde de carbone, est lui-même revenu de cette idée dans ses travaux postérieurs. Oudemans et Rauwenhoff ont montré que les graines, soit huileuses, soit féculieuses, ne dégagent sous forme gazeuse pendant leur germination que de l'acide carbonique; ils nient formellement l'élimination de carbures d'hydrogène; les données de Fleury à ce sujet paraissent d'autant moins dignes de foi, que les semences qui fournirent ces gaz pourrissent en grande partie.

Les données que je viens d'énumérer sont tirées des travaux suivants : Th. de Saussure (Recherches chim. sur la végét., § 2) fit germer des graines dans des cloches de verre remplies d'air, sur la cuve à mercure; il n'y ajouta, en fait d'eau, qu'exactly la quantité nécessaire à la germination, afin de réduire à son minimum l'absorption de l'acide carbonique par ce liquide. Ses expériences portèrent sur les plantes suivantes : pois, fèves, Phaseolus, orge, seigle, Lactuca, Portulaca, Lepidium sativum; ses travaux les plus récents sont sans contredit les meilleurs; j'emprunte la citation suivante à un extrait qui en a été donné dans les Fro-riep's Notizen, 1842, vol. XXIV, n° 16. Il fit gonfler 1 gramme de graines pendant 24 heures dans de l'eau où l'air n'avait pas d'accès, et les fixa ensuite contre les parois humides d'une cornue contenant 250 cent. cubes d'air et dont le col plongeait dans du mercure. Les résultats furent les suivants :

<i>Chanvre</i>	en 43 h., à + 22° C., produisit des racines longues de 16 <sup>mm</sup> ; il absorba 19,7 cent. cubes oxygène; il exhala 13,26 cent. cubes acide carbonique.
<i>Colza</i>	en 42 h., à + 21,5° C. ; racine 10 <sup>mm</sup> ; oxygène absorbé 31,4 cent. cubes, azote 0,73 cent. cubes; acide carbonique exhalé 24,39 cent. cubes.
<i>Madia</i>	en 72 h., à + 13° C. racines 10 <sup>mm</sup> ,

oxygène absorbé 15,83 cent. cubes;  
acide carbonique exhalé 11,94 cent. cubes.

Les plus grandes différences de volume entre les deux gaz qu'il observa dans le blé, l'orge, les pois, fèves, lupins, n'atteignaient pas à la moitié de celles qu'il observa dans les graines oléagineuses.

Les recherches d'Oudemans et Rauwenhoff ne me sont connues que par une citation d'Arthur Gris dans ses « Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination » (Ann. des Sc. nat., 1864; l'original se trouverait Linnæa, XIV, cahier 2, 1859, p. 213-232).

Garreau (Ann. des Sc. nat., 1851, vol. XVI, p. 271) sema des graines dans du sable fin, les arrosa avec de l'eau de pluie, enleva après la germination le testa et plaça les capsules de verre qui renfermaient les jeunes plantes sous un récipient, dans lequel l'acide carbonique exhalé était recueilli sur de la potasse. Température : + 16° C.

Plantes.	Poids de la plante.		CO <sub>2</sub> produit en 24 heures.	La plante en arrivant dans le récipient avait :
	Fraîche.	Sèche.		
Lactuca sativa . . . .	5,4 gr.	0,40 gr.	33 cent. cub.	3 jours.
Valerianella olitoria..	4,0 »	0,20 »	25 »	4 »
Papaver somniferum.	5,8 »	0,45 »	55 »	3 »
Sinapis nigra . . . . .	8,5 »	0,55 »	32 »	3 »
Lepidium sativum . .	2,5 »	0,25 »	12 »	3 »

J'ai déjà donné, dans le premier chapitre, un résumé assez étendu des travaux les plus récents de Boussingault (Comptes rendus, 1864, vol. LVIII, p. 883); j'y reviendrai plus loin, ainsi que sur ses observations d'une date plus ancienne (Économie rurale, 1851, I).

Fleury (Ann. de chim. et de physiol., 1865, janv., vol. V, p. 38) a employé un appareil extrêmement compliqué; notre fig. 35 en représente un construit sur le même principe, mais beaucoup plus simple. Ses observations se réduisent à une série d'estimations numériques des quantités d'acide carbonique exhalé par le ricin à différentes périodes de sa germination. La complication même de son appareil et la putréfaction d'une partie de ses graines rendent ses chiffres très-incertains.

J'ai moi-même cherché à construire un appareil qui permette à la fois et de mesurer les quantités d'acide carbonique qu'exhale une plante maintenue dans des conditions aussi normales que possible, et de déterminer les pertes de poids qui accompagnent ce phénomène. Je donne ici la description d'un de mes essais, très-commode pour démontrer à un cercle d'auditeurs la présence du phénomène que nous étudions et qui, je l'espère, peut rendre de véritables services pour les déterminations quantitatives. Il ressemble beaucoup à celui de Fleury, mais je l'ai employé dans mon laboratoire bien avant la publication du mémoire de cet auteur.

Sur une plaque de verre dépoli *K*, repose une capsule à cristallisation *h* remplie d'eau distillée et recouverte de tulle ou de papier parchemin criblé de trous. Ce dernier porte les graines, qui reçoivent ainsi l'humidité

d'en bas, et les soutient suffisamment pour permettre aux racines de passer par les trous et d'aller plonger dans l'eau; celle-ci n'a pas besoin d'être renouvelée, même si l'expérience dure des semaines entières. La cloche de verre tubulée *c* est cimentée hermétiquement sur la plaque *k*; cela se fait très-facilement au moyen d'un pinceau enduit d'une graisse bien fusible (mélange de suif, de cire et d'huile d'olive). Le vaisseau d'absorption *a* est rempli de fragments de pierre ponce imbibés d'une solution de potasse : les petites bouteilles *b*, *d*, *e* renferment une solution de baryte parfaitement limpide. Les bouteilles *f* et *g* forment ensemble un aspirateur très-commode, dont l'emploi ressort du dessin lui-même et qui d'ailleurs

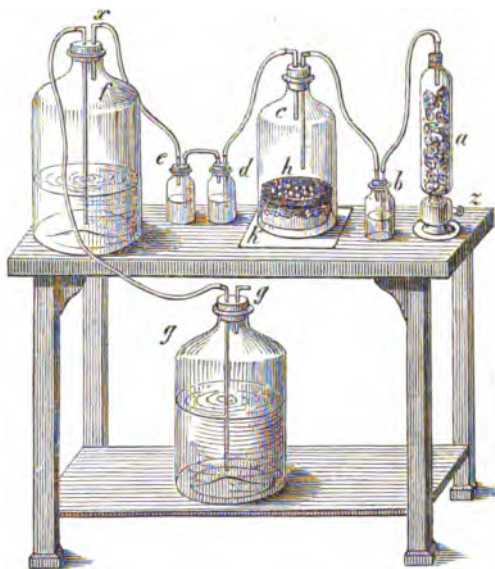


Fig. 35.

est connu sous le nom d'aspirateur de Landolt. Tant que l'aspirateur fonctionne, l'air pénètre par *z* dans le vaisseau d'absorption *a*, où il laisse dans la potasse tout son acide carbonique; on s'en assure au moyen de la bouteille de baryte *b*, qui reste limpide pendant des semaines entières; l'air ainsi purifié arrive en *c*, où il se charge de l'acide carbonique exhalé par les jeunes plantes; il forme en *d* du carbonate de baryte qui se précipite en grande abondance; si le liquide en *e* est encore fortement troublé, il est bon, pour avoir des chiffres exacts, de mettre une troisième bouteille de baryte. Lorsque l'aspirateur est vide, on change les bouteilles, plaçant *g*, qui maintenant est pleine, sur la table, et *f* dessous; le tube de dégagement de *e* est mis en relation avec l'ouverture *g*, après qu'on l'a retiré de l'ouverture *x*. Dès germes de blé, de pois, de colza, croissent très-bien sous le récipient *c*, et à la fin de l'expérience on peut récolter les plantes entières pour les peser, sans en rien perdre; au moyen du carbonate de baryte renfermé en *d* et *e*, on calcule aisément la quantité d'acide carbonique qui a été produite. Pour modérer le courant d'air, on peut placer en *z* un bouchon traversé par un tube capillaire. — Si en *d* on place un ou plusieurs tubes de dessèchement, en *e* un appareil à boule de Liebig rempli d'une solution de potasse et communiquant avec un aspirateur, il entre toutes les 1 et 2 secondes une bulle d'air dans l'appareil, et on estime la quantité d'acide carbonique produit par l'augmentation de poids de l'appareil à boules.

Pour estimer l'exhalation d'acide carbonique de pommes de terre fraîches, de racines, de feuilles à l'ombre, de fleurs, il suffit de remplacer l'appareil *k h c* par une bouteille à col large.

β) *Bourgeons*. Garreau a fait une série d'observations sur l'exhalation d'acide carbonique dans les bourgeons prêts à s'épanouir<sup>1</sup>. Du 27 au 31 mars, il coupa des bourgeons portés sur un très-petit disque de bois, et les plaça dans une cloche de verre contenant 5 à 700 cent. cubes d'air; ils pouvaient absorber de l'eau par la surface de section; de la potasse fixait l'acide carbonique; la cloche reposait malheureusement sur de l'eau et non pas sur du mercure. La température oscilla entre + 14 et + 15° C.

Bourgeons de :	Poids des bourg.		CO <sup>2</sup> exhalé		Observations sur l'épanouissement.
	frais. gr.	desséch. à 110° C. gr.	en 24 h.	pendant le jour.	
<i>Syringa vulg.</i> 12 bourgeons.	9,0	2,00	70 c. c.	18 c. c.	Filles épanouies pend <sup>t</sup> l'exp.
<i>Aesculus macrostachya</i> 5 b.	7,0	0,85	45 »	12 »	Filles épanouies après l'exp.
<i>Sambucus nigra</i> 6 pousses.	10,0	1,75	60 »	10 »	
<i>Ribes nigrum</i> 10 pousses.	7,0	1,25	60 »	12 »	Filles épanouies pend <sup>t</sup> l'exp.
<i>Evonymus latifolius</i> 10 b.	5,6	1,15	44 »	14 »	Feuilles non épanouies.
<i>Pavia rubra</i> 11 bourgeons.	9,0	1,45	56 »	13 »	Id.
<i>Staphylea pinnata</i> 14 b.	6,5	0,90	52 »	15 »	L'épanouis <sup>t</sup> commençait.
<i>Lonicera alpigena</i> 15 b.	5,3	1,00	49 »	15 »	
<i>Corylus avellana</i> 23 b.	5,6	1,50	58 »	18 »	Filles épanouies à moitié
<i>Tilia europæa</i> 3 bourg.	4,0	0,70	46 »	24 »	L'épanouis <sup>t</sup> commençait.
<i>Aesculus Hippocast.</i> 20 b.	13,5	2,50	90 »	45 »	
<i>Aesculus macrost.</i> 5 b.	7,0	1,20	36 »	10 »	Feuilles épanouies.

Le 20 avril, les bourgeons de ces différents arbres s'étaient épanouis; les jeunes pousses furent coupées et traitées comme les bourgeons; avec poids sec à peu près égal, elles produisirent la même quantité d'acide carbonique, tantôt plus et tantôt moins. Corenwinde<sup>2</sup> a trouvé aussi que les bourgeons et les jeunes pousses exhalent, même au soleil, de l'acide carbonique en quantités très-appreciables; cela n'est pas surprenant tant que l'organe chargé de la décomposition de l'acide carbonique, la chlorophylle, n'est pas entièrement formé.

γ) *Champignons*. Grischow<sup>3</sup> plaça une jeune *Amanita muscaria* de 2 pouces cubes dans un récipient contenant 22 pouces cubes

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat. 1850, XVI, 271.

<sup>2</sup> Comptes rendus, 1863, LVII, 266.

<sup>3</sup> Extrait de la Physiologie (II, 159) de Meyen qui lui-même l'a emprunté à Grischow, « Physikalisch-chemische Untersuchungen über die Athmungen der Gewächse, » ouvrage que je n'ai, pour ma part, jamais vu.

d'air; elle y passa la nuit, et ensuite deux heures au plein soleil; au bout de ce temps, l'air avait diminué de  $\frac{1}{2}$  pouce cube, et sa composition était dans 100 parties : 13 d'acide carbonique, 5 d'oxygène et 82 d'azote, plus une trace d'hydrogène (?). Un *Agaricus rosaceus* laissé pendant vingt-huit heures à l'ombre, dans le même récipient, laissa l'air composé comme suit : acide carbonique 18, oxygène 2, azote 83 et un peu d'hydrogène<sup>1</sup> (?). Marcet<sup>2</sup> arracha des champignons avec leur mycelium, et les plaça dans un récipient rempli de mercure; 130 grains de *Lycoperdon Bovista* dans 111 cent. cubes d'air, pendant neuf heures de jour, augmentèrent le volume de l'air de 2 cent. cubes.

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	87,7 c. c.	Azote. . . . .	87,0 c. c.
Oxygène. . . . .	23,3 »	Acide carbonique. . . . .	23,7 »
	<u>111,0</u> »	Hydrogène. . . . .	2,3 »(?)
			<u>113,0</u> »

Pendant la nuit, les résultats furent les mêmes; les différences étaient assez faibles pour être attribuées aux erreurs d'observation et aux différences de température.

Trois *Lycoperdon* remplis de spores, pesant ensemble 72 grains, furent laissés pendant six jours et six nuits dans 100 cent. cubes d'air, dont le volume ne changea pas (22° C.).

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	79,0 c. c.	Azote. . . . .	79,0 c. c.
Oxygène. . . . .	21,0 »	Oxygène. . . . .	18,0 »
	<u>100,0</u> »	Acide carbonique. . . . .	3,0 »
			<u>100,0</u> »

Trois *Agaricus (amarus?)*, pesant 60 grains, séjournèrent dans 67 cent. cubes d'air (à 20° C.), dont le volume ne changea pas.

<sup>1</sup> Cette exhalation d'hydrogène déjà mentionnée par Humboldt est fort douteuse; les champignons à chapeau exhalent, par contre, toujours de l'ammoniaque; lorsqu'on en approche un bâton trempé dans HCl, il se produit des vapeurs blanches (Lehmann).

<sup>2</sup> Soc. de Phys. et d'Hist. nat. de Genève, 1834, 18 décembre. Bibliothèque universelle de Genève, 1834, LXII, 393.

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	53,0 c. c.	Azote. . . . .	53,1 c. c.
Oxygène. . . . .	14,0 »	Oxygène. . . . .	1,7 »
	<u>67,0 »</u>	Acide carbonique. . . . .	<u>12,2 »</u>
			67,0 »

Trois *Agaricus campestris*, pesant 190 grains, séjournèrent pendant un jour dans 122 cent. cubes d'air à 22° C., dont le volume s'accrut jusqu'à 128 cent. cubes.

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	96,4 c. c.	Azote. . . . .	96,2 c. c.
Oxygène. . . . .	25,6 »	Oxygène. . . . .	0,8 »
	<u>122,0 »</u>	Acide carbonique. . . . .	<u>31,0 »</u>
			128,0 »

Ici, les champignons ont non-seulement employé tout l'oxygène de l'air, ils en ont encore fourni aux dépens de leur propre substance. Marcet a encore remarqué que les *Agaricus campestris*, qui répandaient déjà une certaine odeur de pourriture, produisaient dans le même temps moins d'acide carbonique que les exemplaires frais. Plusieurs petits champignons rapprochés de l'*Agaricus digitiformis*<sup>1</sup>, pesant 60 grains, ne changèrent pas en neuf heures le volume de 63 cent. cubes d'air (22° C.).

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	49,8 c. c.	Azote. . . . .	49,5 c. c.
Oxygène. . . . .	13,2 »	Oxygène. . . . .	3,9 »
	<u>63,0 »</u>	Acide carbonique. . . . .	<u>9,6 »</u>
			63,0 »

*Boletus versicolor*, champignon qui croît sur le bois, très-coriace; quatre exemplaires pesant 140 grains restèrent douze heures à la lumière dans 120 cent. cubes d'air, dont ils augmentèrent le volume de 4 cent. cubes (21° C.).

*Composition de l'air.*

Avant l'expérience.		Après l'expérience.	
Azote. . . . .	94,8 c. c.	Azote. . . . .	94,7 c. c.
Oxygène. . . . .	25,2 »	Oxygène. . . . .	0,6 »
	<u>120,0 »</u>	Acide carbonique. . . . .	<u>28,7 »</u>
			124,0 »

<sup>1</sup> Champignons mous et pâteux.

D'après le même auteur, dans l'oxygène pur, les champignons exhalent de l'acide carbonique et de l'azote; dans l'azote pur, seulement un peu d'acide carbonique; le volume du premier de ces gaz est toujours un peu diminué, tandis que celui du second augmente légèrement.

D'après Pasteur, les moisissures se comportent comme les gros champignons, et absorbent en un temps donné tout l'oxygène de l'air enfermé dans un récipient pour le remplacer par de l'acide carbonique<sup>1</sup>.

δ) *Phanérogames sans chlorophylle*. La respiration de ces plantes a été étudiée par Ch. Lory<sup>2</sup> sur les espèces suivantes : Orobanche Teucii, Galii, major, brachysepala, crenata, Lathræa squamaria, Neottia nidus-avis; ses conclusions sont les suivantes : « A toute époque de leur végétation, toutes les parties de ces plantes, soit à la lumière, soit dans l'obscurité, absorbent de l'oxygène et exhalent de l'acide carbonique. L'exposition aux rayons directs du soleil n'exerce d'influence sur cette respiration qu'en vertu de l'élévation de température, qui rend plus active encore la production d'acide carbonique. » Des plantes à différents degrés de développement, mais toujours parfaitement fraîches, étaient enfermées dans des ballons de verre; en trente-six heures, le volume du gaz ne subissait que d'insensibles modifications, même lorsque la presque totalité de l'oxygène était absorbée et transformée en acide carbonique; une petite partie de ce gaz disparaissait cependant toujours et était remplacée par de l'azote exhalé; dans un mélange d'air et d'acide carbonique, les choses se passaient de la même façon. Dans une atmosphère d'hydrogène, ces plantes éliminaient une quantité notable d'acide carbonique et un peu d'azote. A + 18° (C.), l'Orobanche Teucii en pleines fleurs consumma en trente-six heures quatre fois son volume d'oxygène, soit 4,2 cent. cubes pour 1 gramme de substance; cela correspond à une perte en carbone de 2,26 milligr. Une plante défleurie produisit en trente-cinq heures 2,68 cent. cubes d'acide carbonique pour 1 gramme de substance. Les portions florifères de la tige d'Orobanche brachysepala consomment dans le même temps et cæteris paribus 2 <sup>1</sup>/<sub>3</sub> fois autant d'oxygène que les parties stériles de la même plante. Une tige feuillée de Teucrium Chamædrydrys et une plante d'Orobanche Teucii dont les fleurs n'étaient

<sup>1</sup> Travail cité par de Bary, Flora, 1863, p. 9.

<sup>2</sup> Observations sur la respiration et la structure des Orobanches, etc. Ann. des Sc. nat., 1847, VIII, 158. Travail très-clair et bien conçu.



pas encore épanouies (poids : 7,5 gr.) furent placées dans des ballons de verre renfermant 1 volume d'acide carbonique pour 6 volumes d'air; toutes deux furent placées de 9 heures avant midi à 3 heures après midi en un lieu éclairé du soleil; au bout de ce temps, l'air qui entourait le *Teucrium* ne contenait plus trace d'acide carbonique, tandis que, dans le voisinage de l'*Orobanche*, il se composait de 100 parties d'azote, 9,35 d'oxygène et 37,75 d'acide carbonique.

D'après Chatin<sup>1</sup>, le *Citinus* exhale à la lumière de l'acide carbonique et pas d'oxygène; 22 cent. cubes de cette plante fournirent en douze heures au soleil, par une température de 24-30° C., 30 cent. cubes d'acide carbonique.

e) *Les fleurs*, lorsqu'elles se trouvent dans une atmosphère renfermant de l'oxygène, se distinguent par une élimination d'acide carbonique particulièrement énergique. D'après Th. de Saussure<sup>2</sup>, les organes de reproduction possèdent cette propriété à un plus haut degré que toutes les parties avoisinantes. La respiration des fleurs est plus énergique que celle des feuilles vertes (dans la même plante), c'est-à-dire que, à poids ou volume égal et *cæteris paribus*, une fleur produit dans l'unité de temps plus d'acide carbonique qu'une feuille, même dans l'obscurité. La respiration de cette dernière est à son tour plus active que celle des tiges et des fruits.

Je laisse cependant ici de côté tous les cas où la production d'acide carbonique dans la fleur est assez énergique pour porter celle-ci à une température très-supérieure à celle de l'atmosphère ambiante; je reviendrai là-dessus un peu plus bas. Je me bornerai pour le moment à passer rapidement en revue les recherches admirables de de Saussure, un peu oubliées, semble-t-il, de nos jours, en tant qu'elles se rapportent à l'échange de gaz entre la fleur et le milieu ambiant. Lorsque, dit-il, on place une fleur dans un récipient plein d'air et fermé avec du mercure, le volume du gaz ne change pas, aussi longtemps qu'il y a encore de l'oxygène; elle absorbe ce dernier et le remplace à peu près complètement par de l'acide carbonique; ce qu'elle garde de celui-ci ne dépasse jamais son propre volume; « on doit attribuer cet effet à celui qu'elle produit comme corps poreux et aqueux sur l'acide carbonique. » Les fleurs n'exhalent ni hydrogène ni azote.

Les déterminations de volume des fleurs n'étaient pas faites,

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1863, LVII, 773.

<sup>2</sup> Rech. chim., etc., et « De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. » Ann. de Chimie et de Physique, 1822, XXI, 279.

comme dans les recherches plus anciennes du même auteur, en les plongeant dans l'eau, mais en les pesant; il admettait alors que le poids spécifique de leurs tissus (abstraction faite des cavités aériennes) correspond à peu près à celui de l'eau. L'atmosphère dans le récipient était assez grande pour que la fleur ne pût pas en contenir plus de la 200<sup>me</sup> partie. Celle-ci, munie d'un pédoncule long de 6 lignes, plongeait dans quelques gouttes d'eau renfermées dans un petit vase; après l'expérience, le pédoncule était coupé, et son volume n'était pas estimé avec celui de la fleur. Des feuilles étaient placées en même temps dans des conditions analogues, afin de servir de points de comparaison. Chaque fleur passait 24 heures dans le récipient, et de Saussure admet que, pendant les douze premières, la respiration était beaucoup plus active que pendant les 12 dernières, l'air étant bien plus riche en oxygène. Dans toutes les expériences, la trop grande ardeur du soleil était soigneusement évitée, et la température maintenue entre 18 et 25° C. Au soleil, la température s'élève et la consommation de l'oxygène s'accélère beaucoup. Je cite les tables de de Saussure, complètes, avec ses observations sur la respiration des organes de reproduction. Les chiffres indiquent les volumes d'oxygène absorbé, le volume de l'organe désigné étant chaque fois pris pour unité.

Nom des plantes et indication du moment où la fleur fut cueillie et placée dans le récipient.	Oxygène consommé en 24 h. par la fleur.	Oxygène consommé en 24 h. par les feuilles dans l'obscurité.	Oxygène consommé en 24 h. par les organes de génération.
<i>Cheiranthus incanus</i> , rouge, fleur simple, 6 h. ap. m. . . . .	11	4	18
Idem, fleur double . . . . .	7,7		
<i>Poliaanthes tuberosa</i> , fl. simp. 9 h. av. m. . . . .	9	3	
Idem, fleur double . . . . .	7,4		
<i>Trapaecolium majus</i> , fl. simp. 9 h. av. m. . . . .	8,5	8,3	16,3
Idem, fleur double . . . . .	7,25		
<i>Datura arborea</i> , 10 h. av. m. . . . .	9	5	
<i>Passiflora cerratifolia</i> , 6 h. av. m. . . . .	18,5	5,25	
<i>Daucus carota</i> (ombelle), 6 h. ap. m. . . . .	8,8	7,3	
<i>Hibiscus speciosus</i> , 7 h. av. m. . . . .	8,7		6,3
	(en 12 h. 5,4)	5,1	(en 12 h.)
<i>Hypericum calycinum</i> , 8 h. av. m. . . . .	7,5	7,3	8,5
<i>Cucurbita Melo-Pepo</i> , 7 h. av. m. mâle. . . . .	12		
	(en 10 h. 7,6)	6,7	(en 10 h. 16)
Idem, femelle . . . . .	3,5		
<i>Lilium caudidum</i> , 5 h. av. m. . . . .	5	2,5	
<i>Thypha latifolia</i> (épis). 9 h. av. m. . . . .	9,8	4,25	
<i>Fagus castanea</i> , 4 h. ap. m. mâle . . . . .	9,1	8,1	
<i>Cobea scandens</i> . . . . .	6,5		7,5

Dans la *Passiflora serratifolia* et le *Lilium candidum*, la respiration des organes de reproduction n'était, proportionnellement à leur volume, pas beaucoup plus active que celle du reste de la fleur; mais les plantes qui les avaient portés restèrent stériles. Si les fleurs doubles consomment à volume égal moins d'oxygène que les fleurs simples, cela tient peut-être à l'absence des organes de génération. La respiration des fleurs mâles est toujours, à volume égal, plus énergique que celle des fleurs femelles; de Saussure le démontre par la table suivante :

*Cucurbita Melo-Pepo.*

En 10 heures	Oxygène consommé le volume de l'organe = 1.
Fleur mâle . . . . .	7,6
Fleur femelle . . . . .	3,5
Anthères . . . . .	11,7
Stigmates . . . . .	4,7

*Épis de Typha latifolia.*

En 24 heures.	
Fleurs mâles et femelles mêlées . . . . .	9,8
Mâles . . . . .	15,0
Femelles . . . . .	6,2

*Zea Maïs.*

En 24 heures.	
Épi mâle . . . . .	9,6
Inflorescence femelle avec ses enveloppes . . . . .	5,2

De Saussure affirme que la respiration est plus énergique chez les fleurs pendant la période de floraison complète, que pendant l'épanouissement et le déclin. Les observations suivantes le prouvent :

Fleurs de :	Oxygène consommé (volume de la fleur = 1).		
	Fleur non épanouie.	épanouie.	se fanant.
<i>Passiflora serratifolia.</i>	6 (en 12 h. av. l'épanouiss <sup>t</sup> ).	12 (en 12 heures).	7 (en 12 heures).
<i>Hibiscus speciosus.</i> . .	6 (en 24 heures).	8,7 (en 24 heures).	7 (en 24 heures).
<i>Cucurbita Melo-Pepo.</i>	7,4 (en 24 heures).	12 (en 24 heures).	10 (en 24 heures).

γ) *Organes souterrains sans chlorophylle.* Le phénomène de l'exhalation d'acide carbonique et de l'absorption d'oxygène est aussi facile à constater ici que chez les fleurs<sup>1</sup>; mais, les seules recherches exactes sont celles de Th. de Saussure<sup>2</sup>. Suivant lui, lorsqu'on place une racine bien vivante dans un récipient sur la cuve à mercure, le volume de l'air diminue; la racine consomme plus d'oxygène qu'elle n'élimine d'acide carbonique, et retient une partie de ce gaz; mais la quantité qu'elle en absorbe reste toujours inférieure à son propre volume, quels que soient le cube du récipient et la durée de l'expérience. Si la racine ainsi saturée est placée dans un autre récipient rempli d'air, le volume de celui-ci ne varie plus; elle élimine tout l'acide carbonique formé aux dépens de l'oxygène qu'elle a absorbé. Si, au contraire, on la laisse quelque temps à l'air libre avant de la replacer dans une atmosphère limitée, elle diminue de nouveau le volume de celle-ci. L'acide carbonique qu'elle avait absorbé s'est échappé, et la sève est de nouveau en mesure d'en retenir une certaine quantité<sup>3</sup>. Une racine de carotte fraîche consumma, en vingt-quatre heures, son propre volume d'oxygène et en retint 1 %; dans le même temps, une pomme consumma 0,4 de son volume d'oxygène, et en retint 0,08; un bulbe de lis avec ses racines consumma 0,39 de son volume d'oxygène, et en retint 0,19; une rave dépensa son volume d'oxygène, et en retint le quart. Dans toutes ces expériences, les organes souterrains étaient placés isolés dans le récipient. Les résultats doivent être tout autres lorsque les racines restent en communication avec les organes aériens contenant de la chlorophylle, surtout si ces derniers s'étalent hors du récipient. Dans ce cas, l'acide carbonique formé dans l'acte de la respiration peut arriver dans la tige, et de là dans les feuilles, où il est décomposé, soit à travers la sève par diffusion, soit à travers les canaux aériens par suite de changements de pression. La racine se déchargeant à mesure, peut ainsi produire de bien plus grandes quantités d'acide carbonique et modifier bien plus profondément la composition de l'air dans le récipient. C'est ce que de Saussure réalisa lorsqu'il plaça les racines dans l'air d'un récipient qui contenait 6 à 7 lignes

<sup>1</sup> Pour constater le phénomène sans le mesurer, il suffit d'élever des plantes dans une solution nutritive et de les placer ensuite dans l'eau distillée; on ne tarde pas à reconnaître la présence de l'acide carbonique.

<sup>2</sup> Recherches chimiques, chap. III, § 7.

<sup>3</sup> Voyez les lois de la diffusion qui régissent ce phénomène, dans Fick : *Medizinische Physik, Gasdiffusion.*

d'eau ; il fit passer la tige à travers le bain de mercure, de manière que les feuilles vinssent s'épanouir dans l'atmosphère ; dans ces conditions, la racine absorba 10 fois son volume d'oxygène ; l'azote ne fut pas modifié.

7) Les tiges ligneuses absorbent, suivant de Saussure, de l'oxygène dans l'obscurité ; à la lumière elles doivent, si leur écorce est verte, exhaler quelque peu de ce même gaz ; mais ce dernier phénomène est assez insignifiant pour que de Saussure, avec les moyens d'observation dont il disposait, ne pût pas l'apprécier ; l'élévation de température augmentait la production d'acide carbonique, et masquait ainsi complètement l'assimilation.

8) *Organes munis de chlorophylle.* Tant que dure l'obscurité ou que la lumière est faible, la respiration telle que nous l'avons décrite est tout aussi facile à constater sur les feuilles que sur les organes dénués de chlorophylle ; cette fonction est d'autant plus énergique, que la température est plus élevée et l'organe mieux portant ; de jeunes feuilles à peine épanouies consomment plus d'oxygène que les feuilles adultes de la même plante ; celles dont l'existence n'est que de courte durée produisent également plus d'acide carbonique que les feuilles persistantes et charnues.

Ce phénomène est déjà plus compliqué lorsque les plantes sont tantôt dans une obscurité profonde, tantôt exposées à un éclairage brillant ; l'acide carbonique produit au premier cas dans une atmosphère limitée est décomposé au second ; dans une atmosphère illimitée, une partie de l'acide carbonique qui s'est formé dans l'obscurité s'échappe ; mais à la lumière, des quantités encore plus considérables de ce gaz sont absorbées et décomposées. La proportion de substance organique que renferme la plante augmente ou diminue, suivant que c'est la décomposition de l'acide carbonique venu de l'extérieur ou la création de l'acide carbonique à l'intérieur qui est la plus énergique. C'est la première qui l'emporte dans tous les cas où une plante à chlorophylle se trouve dans des conditions normales d'existence. Le contraire arrive cependant assez souvent dans les plantes d'expérience, dans celles qui sont cultivées dans les chambres, dans des lieux ombragés en hiver ; le poids de la substance de la plante diminue constamment ; elle se consume en quelque sorte elle-même. Dans une expérience que j'ai décrite au premier chapitre, où une plante de *Trapæolum majus* n'était éclairée que 6 à 7 heures sur 24, elle augmenta néanmoins de poids ; ainsi, dans le quart de la journée, les feuilles décomposaient plus d'acide carbo-

nique que tous les organes pris ensemble n'en pouvaient créer dans les trois autres quarts. Cela dépend naturellement beaucoup de la dimension des feuilles; plus elles seront grandes, plus un éclairage peu prolongé produira d'effet; d'autres différences viennent du caractère spécifique de la plante; celle qui est destinée à vivre à l'ombre profitera naturellement beaucoup plus d'une lumière faible que celle qui doit s'épanouir au plein soleil.

L'un des hommes qui a le plus étudié cette partie de la physiologie, Garreau<sup>1</sup>, pense que ce n'est pas seulement dans l'obscurité, mais encore pendant les heures les plus claires du jour, que les organes à chlorophylle exhalent de l'acide carbonique; il s'exprime en ces termes, p. 292 : « Les feuilles, pendant le jour, au soleil et à l'ombre, exhalent de l'acide carbonique en quantités d'autant plus grandes que la température est plus élevée. » « Il existe dans les feuilles à l'ombre ou au soleil, deux actions simultanées et inverses, l'une comburante et l'autre réductrice; c'est à la prédominance de l'effet de la seconde sur celui de la première qu'est due l'accumulation du carbone dans les plantes. En raison de la simultanéité de ces deux actes opposés, on doit considérer le premier comme constituant la respiration des plantes, et le second comme faisant partie des fonctions plus spécialement nutritives. »

Th. de Saussure<sup>2</sup> a étudié le rapport des organes à chlorophylle avec une atmosphère limitée, dans un travail qu'aucun observateur depuis lors n'a jamais égalé. Après un jour d'été fort chaud, il plaça des feuilles fraîches dans un récipient plein d'air, sur la cuve à mercure, et les y laissa pendant la nuit. Une différence ne tarda pas à être visible dans la manière dont se comportent des feuilles de différentes espèces; la plupart des feuilles minces diminuent le volume de l'air en exhaleant une quantité d'acide carbonique moindre que celle qui correspond à l'oxygène consommé; les feuilles charnues de *Crassula cotyledon*, de *Sempervivum tectorum*, d'*Agave americana*, de *Stapelia variegata*, les tiges d'*Opuntia*, consomment également de l'oxygène, mais n'exhalent pas d'acide carbonique.

La description que donne de Saussure de la respiration de l'*Opuntia* est un modèle dans son genre; ses vues sont encore parfaitement justes, si seulement l'on substitue les théories actuelles de la diffusion des gaz à celles qui régnaient alors. Les faits principaux sont les suivants : Il plaça, après le coucher du soleil, des rameaux d'*Opuntia* (volume 119 cent. cubes) dans 951 cent. cubes d'air (desséché et sans acide carbonique); le matin, il n'y avait plus que 872 cent. cubes d'air ne contenant que 14 % d'oxygène; aucune trace d'azote n'avait été absorbée, ni d'acide carbonique exhalée. L'oxygène absorbé représente les deux tiers (non pas, comme

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat., 1851, XVI, 280.

<sup>2</sup> Rech. chim., 1804, III, § 1 à 5.

de Saussure le dit, les trois quarts) du volume de la plante. Cette proportion varie suivant l'état de celle-ci, et augmente avec la température. Si on laisse les rameaux d'*Opuntia* dans le récipient, l'absorption d'oxygène continue, mais plus lentement; au bout de 36 à 40 heures, la plante en contient 1  $\frac{1}{4}$  fois son volume; à partir de ce moment, le volume de l'air renfermé dans le récipient ne change plus; l'*Opuntia* continue à absorber de l'oxygène, mais élimine toujours la quantité d'acide carbonique qui y correspond. La plupart des feuilles proprement dites exhale de l'acide carbonique tout le temps qu'elles absorbent de l'oxygène, et la proportion du premier de ces gaz, qu'elles retiennent dans leurs tissus, est moindre que chez l'*Opuntia*. Le gaz que cette dernière plante a absorbé ne peut pas lui être enlevé par la pompe pneumatique; elle n'exhale qu'un mélange de 15 d'oxygène, 85 d'azote et quelques traces d'acide carbonique; une élévation de température jusqu'à 30 ou 35° R. n'a pas plus d'effet, mais provoque seulement une nouvelle absorption d'oxygène et l'élimination de la quantité d'acide carbonique correspondante. A des températures plus élevées, la plante souffre. Des rameaux d'*Opuntia*, placés dans un récipient plein d'hydrogène, d'azote ou d'acide carbonique, exhale quelques traces d'acide carbonique, et tendent plutôt à augmenter le volume de l'atmosphère limitée; néanmoins ils absorbent évidemment, par diffusion seulement, quelques parcelles de ces gaz; l'hydrogène ressort sous la pompe pneumatique mélangé d'azote et d'acide carbonique. Un *Opuntia* qui est resté un certain temps dans de l'acide carbonique pur et qui est saturé de ce gaz, en exhale un peu dans l'air ordinaire, et le remplace par de l'oxygène (évidemment par diffusion, puisqu'il n'y a pas équilibre entre l'acide carbonique absorbé et l'atmosphère ambiante, qui en contient peu).

Un *Opuntia* placé dans un mélange de 74 d'azote, 19 d'oxygène, absorbe en douze heures, dans l'obscurité, 1  $\frac{1}{4}$  fois son volume d'un gaz composé de 13  $\frac{1}{4}$  parties d'oxygène et 5  $\frac{1}{4}$  d'acide carbonique. Un rameau d'*Opuntia* laissé à l'air libre dans l'obscurité ne se sature pas d'oxygène: placé dans un récipient fermé, il absorbe encore une certaine quantité de ce gaz; placé de nouveau à l'air libre, il reprend son état de saturation et absorbe de nouveau de l'oxygène dans le récipient. En répétant plusieurs fois cette opération, de Saussure est parvenu à enlever d'un récipient une proportion très-notable d'oxygène, qui s'exhalait chaque fois à l'air libre sous forme d'acide carbonique. De Saussure explique cela par l'attraction de l'atmosphère pour l'acide carbonique absorbé, attraction qui se rapprocherait même d'une sorte d'affinité chimique. Mais, en réalité, ce phénomène ne peut s'expliquer que par la différence de pression de l'acide carbonique contenu dans le récipient et dans l'atmosphère; en effet, la quantité d'un gaz qu'un organe végétal peut absorber et retenir dépend essentiellement de la pression à laquelle ce même gaz est soumis à l'extérieur. Lorsque les tissus ont absorbé dans le récipient une certaine quantité d'oxygène, de l'acide carbonique prend naissance et est retenu en partie par affinité chimique, en partie par attraction physique (absorption); mais la quantité qu'ils en peuvent retenir dépend surtout de la tension de l'acide carbonique dans l'air du récipient; est-elle considérable, il en reste beaucoup. Si l'on transporte ensuite le même organe dans

l'atmosphère où la tension de l'acide carbonique est très-faible, la plus grande partie de celui qui était absorbé s'échappe par diffusion.

De Saussure cherche à appuyer ses vues par une petite expérience, qui ne peut cependant s'expliquer vraiment que par la diffusion des gaz; si l'on amène de l'eau dans un récipient plein d'acide carbonique, elle se sature d'une quantité de ce gaz proportionnelle à la pression à laquelle il est soumis; si l'on retire ensuite cette eau et qu'on l'expose à l'air libre, il s'en échappe assez d'acide carbonique pour que ce gaz ait la même tension dans les deux milieux. En répétant cette opération plusieurs fois, on pourrait, au moyen d'une petite quantité d'eau, enlever tout l'acide carbonique contenu dans un récipient. Dans l'*Opuntia*, le phénomène est le même; seulement l'oxygène contenu dans le récipient est d'abord transformé en acide carbonique, dont une partie est retenue par les tissus avec une grande énergie<sup>1</sup>.

L'acide carbonique que les organes verts d'une plante ont produit en absorbant de l'oxygène et ont retenu dans leurs tissus, est de nouveau décomposé sous l'influence de la lumière, et l'oxygène en est dégagé. De Saussure a fait à ce sujet toute une série d'observations, que je laisse de côté, parce qu'elles ne rentrent pas directement dans le cadre de ce chapitre.

Garreau est arrivé à la conclusion que j'ai déjà citée par une longue série de recherches, dont je ne donnerai ici que les points les plus importants. Dans un travail publié précédemment<sup>2</sup>, il avait déjà fait remarquer que, soit à la lumière, soit dans l'obscurité, les feuilles, et en général toutes les parties vertes absorbent de l'oxygène aux dépens duquel se forme de l'acide carbonique; ce dernier n'est qu'en partie dégagé; les résultats sont les mêmes, que les feuilles tiennent encore à la plante ou en soient séparées; moins la lumière est intense, plus la feuille dégage d'acide carbonique; le dégagement diminue lorsque la température baisse.

Garreau a employé pour ses expériences l'appareil représenté dans la fig. 36. Dans le récipient *a* pénètre un rameau feuillé tenant encore à la plante; son passage à travers le bouchon doit être hermétiquement fermé; le récipient se termine par un tube gradué *b*, qui plonge dans l'eau du vaisseau *c*; la cupule *d* renferme de la potasse destinée à absorber l'acide carbonique dégagé. Les chiffres, résultats de ces expériences remplissent deux longues tables; j'en cite ici partiellement une troisième qui tient compte de l'intensité de la lumière; les feuilles étaient coupées et placées dans trois appareils, dont l'un était exposé à la lumière ordinaire (à l'ombre), le second à la lumière diffuse dans une chambre peu éclairée; le troisième restait dans l'obscurité.



Fig. 36.

<sup>1</sup> Voyez Fick, *Medizinische Physik*: über Gasdiffusion.

<sup>2</sup> *Ann. des Sc. nat.*, 1851, XV, 35.



Feuilles de :	Lumière.	Tempér. ° C.	Durée de l'expérience.	100 gr. de feuilles dégagèrent CO <sup>2</sup> .
Lycium europæum . . .	Lumière du jour.	14	9—5 h.	1,7 c. c.
	Lumière diffuse.	14	9—5 »	8 »
	Obscurité . . . . .	12	9—5 »	14,2 »
Acer eriocarpon. . . . .	Lumière du jour.	15	12—5 »	30 »
	Lumière diffuse.	12	12—5 »	41,6 »
	Obscurité . . . . .	12	12—5 »	58,5 »
Helianthus tuberosus.	Lumière du jour.	19	12—5 »	25,7 »
	Lumière diffuse.	18	12—5 »	65 »
	Obscurité . . . . .	14	6—8 »	180 »

Ce sont les observations suivantes qui ont conduit Garreau <sup>1</sup> à la conclusion précitée que les feuilles vertes, à la lumière la plus intense, dégagent de l'acide carbonique, en même temps qu'elles en absorbent et en décomposent. Dans le récipient *R* (fig. 37), il fait pénétrer le sommet feuillé d'un rameau attaché à la plante; le bouchon *K* ferme l'ouverture après que le fond a été couvert d'une couche d'eau de baryte *b*; le tube *S*, lorsqu'il est ouvert, sert à égaliser les différences de pression. Des expériences faites avec des branches de *Fagopyrum cymosum*, de *Ficus carica*, d'*Asclepias cornuti*, de *Glycyrrhiza echinata*, *Kitaibelia vitifolia*, *Syringa vulgaris*, en juillet et août par une température de 20 à 25° C., montrèrent qu'après une exposition de 3 à 6 heures au soleil, 8 à 36 cent. cubes d'acide carbonique ont été dégagés et absorbés par la baryte. Ce fait peut ne pas être pris exactement dans le sens que lui attribue Garreau; il n'est pas prouvé qu'en plein air, ces feuilles dégagent de l'acide carbonique, aux rayons du soleil; ici, c'est peut-être la baryte dont l'attraction puissante enlève l'acide carbonique des tissus qui allaient le décomposer. Au commencement de l'expérience, de l'acide carbonique se rencontre dans la sève et dans

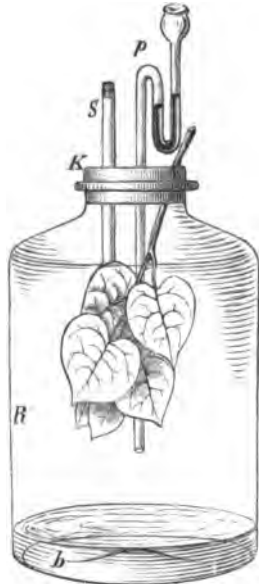


Fig. 37.

les cavités aériennes de la plante; les parties non vertes en produisent en outre constamment; ce gaz se répand par diffusion jusque dans la sève des feuilles que renferme le récipient; dans ce dernier, la tension est nulle, parce que l'acide carbonique se combine à la baryte; une partie de celui qui est contenu dans la feuille passe donc dans le récipient, et est immédiatement attiré par la baryte; tant que celle-ci n'est pas entièrement saturée, la

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat., 1851, XVI, 280.

même chose continue. Cette explication se trouve confirmée par le fait que, lorsqu'il n'y a pas d'eau de baryte dans le récipient, l'acide carbonique dégagé est de nouveau décomposé (Garreau); il est même probable qu'il n'est pas du tout dégagé, mais décomposé dans les tissus mêmes des feuilles. Garreau attache une grande importance à la température élevée qui rend possible le dégagement d'acide carbonique dans les feuilles au soleil; sans doute, cette cause augmente l'énergie de la respiration; mais en même temps elle diminue le coefficient d'absorption de la sève pour l'acide carbonique, et ainsi celui qui est produit dans une portion quelconque des tissus peut être exhalé, avant que les organes verts aient eu le temps de le décomposer. On doit s'attendre à ce que les organes qui, à côté d'une petite quantité de chlorophylle, possèdent un abondant parenchyme incolore (comme les fruits charnus) produisent, relativement à leur poids, beaucoup d'acide carbonique, mais n'en décomposent que très-peu. Il est donc fort possible que, dans les fruits mal mûrs, verts à l'extérieur, la respiration surpasse en énergie l'assimilation; c'est ce que prouvent les quelques recherches faites dans cette direction. De Saussure plaça dans un récipient des baies de *Solanum pseudo-capsicum*, des poires, des pommes et des raisins encore verts, et les y laissa 24 heures: pendant la journée, ils restèrent exposés au soleil; après l'expérience, il y avait de l'acide carbonique dans le récipient, parce que celui qui avait été produit pendant la nuit n'avait pas été entièrement décomposé durant le jour<sup>1</sup>.

D'après Grischow, les fruits dégagent d'autant moins d'oxygène à la lumière qu'ils sont plus près de la maturité; d'après Frémy, tant qu'ils sont encore verts, ils agissent comme des feuilles (?); à mesure qu'ils mûrissent et deviennent jaunes, bruns, rouges, ils dégagent de plus fortes proportions d'acide carbonique<sup>2</sup>.

§ 77. *Les transformations chimiques qui ont lieu dans les cellules, entre l'absorption de l'oxygène et le dégagement de l'acide carbonique, doivent varier suivant la nature des principes contenus dans les tissus et suivant les rapports quantitatifs entre les deux gaz; mais, en aucun cas, on ne connaît la série complète des modifications qui constituent la respiration. Pour avoir quelque chose de positif à ce sujet, il faudrait posséder dans chaque cas spécial une série d'analyses des principes contenus dans les tissus, et avoir aussi une connaissance parfaitement exacte des quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé. Aucune des observations déjà faites ne nous donne des renseignements à cet égard, et ce serait peine perdue de vouloir maintenant dire la moindre des choses sur les différentes phases de la respiration.*

<sup>1</sup> Meyen, Phys., II, 158.

<sup>2</sup> Le bletissement des fruits n'est plus un phénomène vital; les gaz qui se dégagent pendant cette période ont été étudiés par Cahours et Chatin, Comptes rendus, 1864, LVIII, 495, 576, 653.

L'influence oxydante de l'oxygène est peut-être fort compliquée, et peut donner naissance à une longue série de transformations qui aboutissent finalement à la production d'acide carbonique; il est fort peu probable que, du premier coup, l'atome d'oxygène transforme les carbures d'hydrogène et les matières grasses que renferme la cellule en acide carbonique et en eau. Quelque compliqué que soit ce phénomène, on peut cependant, sans trop d'erreur, le désigner sous le nom de *combustion*. Dans la combustion ordinaire des substances organiques à l'air libre, l'acide carbonique et l'eau ne prennent naissance qu'après de nombreuses combinaisons intermédiaires.

Les analyses de Boussingault<sup>1</sup>, que j'ai citées dans le premier chapitre, montrent que le poids de la substance organique diminue chez les graines qui germent dans l'obscurité; elles perdent 52,9% (pois), 42% (blé), 45% (maïs), du poids de la graine; l'oxygène et l'hydrogène dégagés aux dépens des tissus sont exactement dans les proportions de l'eau; le carbone, qui s'est évidemment échappé sous forme d'acide carbonique, a dû donc être brûlé par de l'oxygène absorbé. Oudemans et Rauwenhoff<sup>2</sup> ont déjà remarqué en 1859 la formation d'eau dans la germination; d'après ces observateurs, l'oxygène nécessaire à cette opération est tiré en partie de la substance de la plante et en partie de l'atmosphère.

L'action de l'oxygène absorbé dans les tissus végétaux ne s'étend pas nécessairement jusqu'à la formation d'eau et d'acide carbonique; une partie de ce gaz peut entrer dans la composition de principes élaborés et augmenter ainsi le poids de la plante; d'après Th. de Saussure, les graines oléagineuses en retiennent une partie dans leurs tissus, où, aux dépens de la graine, il forme du sucre, de l'amidon (Sachs) et d'autres combinaisons encore plus oxygénées (acides); les dernières analyses de Fleury<sup>3</sup>, peu exactes du reste, montrent cependant aussi que, pendant la germination, la proportion d'oxygène augmente dans les tissus des graines oléagineuses. Si une partie de l'oxygène est employée de cette façon, le reste est dégagé sous forme d'acide carbonique, et tend à diminuer le poids de la substance organique.

Sous l'influence de l'oxygène, les composés organiques peuvent se scinder de telle façon qu'une partie seulement de leur carbone s'échappe sous forme d'acide carbonique, tandis que le reste sert à former des combinaisons moins oxygénées.

La fermentation alcoolique offre un très-bon exemple de ce genre de transformation. Tandis que le champignon forme de la cellulose aux dépens de l'oxygène de l'atmosphère et de la solution de sucre qui l'environne, cette dernière se scinde en alcool, en acide succinique et en glycérine (combinaisons moins oxygénées que le sucre); il se forme en même temps de l'acide carbonique qui est dégagé. La production de tanin pen-

<sup>1</sup> Comptes rendus, 1864, LVIII, 883.

<sup>2</sup> Cités par Gris, Rech. anat. et physiol. sur la germination, 1864, p. 14, Paris.

<sup>3</sup> Ann. de Chimie et de Physique, 1865, IV, 52.

dant la germination de graines qui auparavant n'en contenaient pas trace, se rapproche de ce phénomène<sup>1</sup>; c'est évidemment le sucre (lui-même produit de la transformation de graisses ou d'amidon) qui fournit les matériaux nécessaires à la formation du tanin; ce dernier s'en distingue en ce qu'il est moins oxygéné que lui; de l'acide carbonique se dégage en même temps. Les huiles éthérées doivent peut-être leur origine à des transformations du même genre.

Rochleder (Chem. u. Phys. der Pflanzen, 1858, p. 113 et 151) croit qu'il est possible de rendre entièrement compte de la production de l'acide carbonique dans la germination, au moyen des scissions et des substitutions qu'engendre la présence de l'oxygène. Les différentes transformations dont les cellules sont le théâtre, sont placées sous l'influence de forces particulières qui dérivent de la composition chimique et de la structure moléculaire du protoplasma. L'énergie de la respiration augmente avec l'activité de la croissance, qui elle-même dépend toujours et indubitablement du protoplasma; lorsque les membranes cellulaires se forment, la cellulose apparaît à la surface extérieure du protoplasma, tandis qu'à l'intérieur le sucre, l'amidon, les matières grasses disparaissent; ces substances se mélangent très-intimement avec le protoplasma, et pendant que leurs molécules sont dans cette position, elles subissent les modifications nécessaires pour les transformer en cellulose; c'est probablement dans ces conditions que l'oxygène absorbé qui doit nécessairement se répandre dans le protoplasma, agit sur elles avec le plus d'énergie. Garreau a montré<sup>2</sup>, qu'à poids égal, les bourgeons qui s'épanouissent dégagent plus d'oxygène que les feuilles déjà développées; ils contiennent une proportion beaucoup plus considérable de protoplasma (substance albumineuse). Les substances albumineuses subissent elles-mêmes probablement de profondes transformations pendant la respiration. Ce n'est que par leur décomposition que peut s'expliquer la présence de l'asparagine pendant la germination<sup>3</sup>. D'après un travail tout récent du docteur Hosæus<sup>4</sup>, de l'ammoniaque et de l'acide nitrique existeraient dans les tissus pendant la germination (sans se dégager au dehors); l'origine de l'azote de ces combinaisons ne peut se trouver que dans les substances albumineuses. Mais tout cela est bien obscur. Ces transformations n'amènent pas de perte d'azote dans la plante; le poids absolu de cet élément ne varie pas pendant la germination (Boussingault, Oudemans, Rauwenhoff, Fleury).

Si la respiration entraîne une perte d'oxygène et d'hydrogène, elle n'a pas la même influence sur l'azote.

§ 78. *Caractères généraux de la respiration.* Depuis le temps de de Saussure, différents observateurs ont cherché, et à juste titre, à

<sup>1</sup> Voyez Sachs, « Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen » (Bot. Zeitung, 1859, p. 177). « Keimungsgeschichte der Schminkbohne » (Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1859). « Keimung der Dattel » (Bot. Zeitung, 1862).

<sup>2</sup> Ann. des Sc. nat., 1851, XVI, 271.

<sup>3</sup> Boussingault, Comptes rendus, 1864, LVIII, 917.

<sup>4</sup> Hosæus in der Zeitschrift für deutsche Landwirthe von E. Stöckhardt, 1864, p. 346.

faire ressortir l'analogie de la respiration des végétaux avec celle des animaux. Les plantes sans chlorophylle, les germes, les bourgeons sont, dans leurs rapports avec l'atmosphère, comparables aux animaux qui croissent encore; un herbivore vit des principes élaborés (albumine, carbures d'hydrogène, graisses) que la plante a accumulés dans ses tissus; l'influence de l'oxygène absorbé sera donc à peu près la même dans les deux cas; l'analogie sera surtout frappante si, pour les comparer aux plantes, on choisit des animaux à sang froid et à mouvements lents et rares. Dans les deux cas, la présence de l'oxygène est indispensable à l'accomplissement des fonctions de l'organisme (transformations chimiques, mouvements moléculaires); dans les deux cas, il y a de l'acide carbonique et de l'eau dégagés, de la chaleur produite; les deux organismes perdent ainsi une partie de leur substance, et deviennent plus légers. Une plante qui végète constamment dans l'obscurité souffre en quelque sorte de la famine, de la même façon et par les mêmes causes qu'un animal qu'on ne nourrit pas; dans les deux cas, une partie de la substance organisée continue à être détruite sous l'influence de l'oxygène, sans que, d'un côté, la plante puisse au moyen de ses parties vertes continuer l'assimilation, ni l'animal, de l'autre, réparer ses pertes en absorbant des principes élaborés.

Le phénomène, que, d'accord avec Garreau, je désigne exclusivement sous le nom de respiration, l'absorption de l'oxygène atmosphérique et le dégagement d'acide carbonique (et d'eau) est, à tous égards, essentiellement différent de l'assimilation dans les cellules à chlorophylle, qui provient de l'absorption d'acide carbonique, de sa décomposition et du dégagement de l'oxygène. Cette dernière propriété est la base de la nutrition des plantes à chlorophylle, puisque c'est par ce moyen que les combinaisons organiques prennent naissance aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau; tandis que l'assimilation crée de la substance organisée avec des matériaux inorganiques, la respiration en détruit constamment; la première augmente le poids sec de la plante, la seconde le diminue. La décomposition de l'acide carbonique n'est possible que dans les cellules à chlorophylle, et lorsque la lumière est suffisamment intense et d'une réfrangibilité déterminée, la respiration n'est soumise à aucune de ces conditions; elle s'effectue dans toutes les cellules sans exception, aussi longtemps que celles-ci sont vivantes. Pendant l'assimilation, des affinités chimiques énergiques sont vaincues, des combinaisons stables sont détruites; les forces nécessaires à cette

opération sont fournies par la lumière agissant sur la chlorophylle. Dans la respiration, au contraire, les affinités chimiques reprennent tous leurs droits ; les combinaisons du carbone avec l'hydrogène, l'oxygène, l'azote et le soufre que l'assimilation a produites sont par leur nature même instables ; l'oxygène de l'atmosphère agissant avec toute sa force sur l'hydrogène et le carbone de ces combinaisons, les détruit, et une partie de leurs atomes revêt la forme beaucoup plus stable d'eau et d'acide carbonique.

Il est difficile de rencontrer chez les êtres organisés deux fonctions plus essentiellement différentes que l'assimilation et la respiration, et il est pour moi incompréhensible que, jusqu'à notre époque, il se trouve des gens qui les désignent sous le même nom. La seule raison qu'on puisse alléguer en faveur de cette manière de parler, c'est qu'il s'agit, dans les deux cas, d'un échange de gaz entre la plante et le milieu ambiant. Ce système, dans lequel on ne s'occupe que de la partie purement extérieure des phénomènes, repose sur des bases parfaitement fausses, et manque de clarté. Dire qu'une plante qui décompose l'acide carbonique sous l'influence de la lumière respire, est presque aussi singulier que de dire d'un animal qui mange, qu'il *aspire* sa nourriture. On ne se tire point d'affaire, en cherchant à distinguer les deux phénomènes sous les noms de respiration diurne et nocturne. On n'a point suffisamment caractérisé l'assimilation, lorsqu'on a dit qu'elle n'avait lieu que pendant la journée ; elle se distingue par deux traits inséparables : présence de la chlorophylle, influence directe des rayons lumineux. Le dégagement d'acide carbonique qu'on a distingué sous le nom de respiration nocturne, n'a point lieu exclusivement pendant la nuit ; bien au contraire, lorsque pendant la journée la température s'élève, il redouble d'énergie ; il n'a absolument rien à faire avec la lumière. Tous ces inconvénients sont écartés si l'on désigne exclusivement sous le nom de respiration, le phénomène qui est commun aux animaux et aux plantes, et qui porte déjà ce nom chez les premiers.

C'est une idée déjà ancienne que de considérer la respiration comme le signe essentiel de la vie ; la science moderne n'a pas de motif pour s'écarter de cette manière de voir. Cette fonction consiste évidemment dans une action chimique de l'oxygène sur les combinaisons vitales de la plante ; mais on ne peut pas renverser cette thèse et dire que tout effet de l'oxygène sur les principes végétaux appartient à la respiration. Sous l'influence de l'oxygène, le protoplasma vivant se meut, les germes et les bourgeons vivants se

développement, les principes qu'ils contiennent se transforment suivant de certaines lois propres à chaque plante. Le protoplasma, le bourgeon, le germe ont-ils été subitement tués par le froid, la chaleur, un poison, etc., les principes élaborés sont bien les mêmes, les affinités de l'oxygène ne changent pas, c'est la nature de l'action de l'un sur les autres qui se modifie. Non-seulement, sous l'influence de l'oxygène, il n'y a plus de mouvement, plus de croissance, mais encore la présence de ce gaz entraîne la désorganisation et la décomposition des cellules. Dans la cellule vivante, l'arrangement moléculaire jouait un aussi grand rôle que la constitution chimique des principes. Avec la fin de la vie, cet arrangement ayant été détruit, les affinités chimiques se manifestent dans une direction toute nouvelle. La respiration n'est donc pas seulement une action de l'oxygène sur les principes élaborés végétaux, il faut encore que la cellule, théâtre de cette action, soit *vivante*. Désignons donc sous le nom de respiration, l'action de l'oxygène dans les cellules vivantes, et gardons la nomenclature chimique ordinaire pour tous les effets d'oxydation qu'il produit sur des principes isolés, sur des cellules mortes, etc. Ce n'est donc pas dans la respiration que je fais rentrer l'action de l'oxygène sur le bois et sur différents principes excrémentitiels qui, tels que les huiles éthérées, la cire, les gommés, etc., ne jouent plus un rôle direct dans le maintien de la vie.

La formation de l'acide carbonique durant la respiration est nécessairement liée à la destruction d'une partie des produits de l'assimilation. Ce fait semblerait peu en harmonie avec le reste des fonctions de l'organisme, puisque celui-ci paraît avant tout destiné à produire la plus grande quantité de substance organisée possible. Mais la vie végétale, tout comme la vie animale, est le résultat d'un travail interne et externe, de mouvements qu'exécutent les atomes et les molécules, et dans lesquels leurs affinités respectives, souvent considérables, doivent être vaincues. C'est la respiration qui fournit en grande partie les forces nécessaires à la création de ces effets. Après que l'assimilation a produit des substances albumineuses, des carbures d'hydrogène, des matières grasses, après qu'elle les a accumulées dans la graine, dans les bourgeons ou dans tout autre réservoir, on ne concevrait pas comment, sans l'intervention d'une force nouvelle, l'activité vitale recommencerait à la suite d'un repos qui a souvent duré plusieurs années. On ne comprendrait pas comment les combinaisons chimiques existantes pourraient en engendrer de nouvelles; comment leurs molécules pour-

raient recommencer à se mouvoir ; comment les courants du protoplasma répareraient, les cellules se diviseraient, etc., sans une influence extérieure. La présence de l'eau et une certaine température sont nécessaires, mais elles n'agiront que si l'oxygène a librement accès dans l'organisme. Ce dernier scinde, métamorphose les principes élaborés, consume une partie de leur carbone et de leur hydrogène, met de la chaleur en liberté et occasionne probablement aussi des courants électriques. Les nouvelles combinaisons mettent en jeu différentes forces chimiques et physiques ; des principes auparavant insolubles se dissolvent dans l'eau ; aussitôt commence toute une série de phénomènes de diffusion qui auparavant n'étaient pas possibles. A la suite de la diffusion, de l'endosmose, des dilatactions, se manifestent les différents phénomènes de tension dans les tissus ; par ce moyen, les entre-nœuds et les feuilles prennent leur direction normale et ont souvent, pour y arriver, à vaincre des résistances considérables (couche de terre à percer, organes à soulever). L'action chimique de l'oxygène absorbé détruit ainsi constamment l'équilibre des molécules dans les combinaisons existantes, et devient l'origine d'une foule de transformations de forces et de mouvements ; ce rôle peut se comparer à celui du ressort dans une pièce d'horlogerie ; c'est son élasticité qui met toutes les parties en mouvement.

La différence extérieure entre la respiration et l'assimilation, qu'on a à tort cherché à désigner par les noms de respiration diurne et nocturne, avait déjà été reconnue par Ingenhous <sup>1</sup>.

« J'ai découvert, » dit-il, « que tous les végétaux transforment constamment en acide carbonique une partie notable de l'air qui les environne ; les parties vertes seules cessent d'avoir cet effet lorsque la lumière acquiert un certain degré d'intensité ; elles dégagent alors beaucoup d'oxygène. »

Cette exposition parfaitement exacte montre à elle seule l'insuffisance de l'expression moderne, même si l'on ne s'attache nullement au sens physiologique de ces deux fonctions. Dutrochet <sup>2</sup> a ensuite étudié avec beaucoup de soin les différences qui distinguent l'absorption de l'oxygène du dégagement du même gaz ; il les réunit malheureusement sous le nom de respiration, mais il a au moins le mérite d'avoir fait clairement ressortir le contraste qu'offrent ces deux phénomènes trop souvent confondus depuis lors. Il compare, avec beaucoup de justesse, la respiration des végétaux à celle des insectes ; tous deux absorbent l'oxygène dans leurs or-

<sup>1</sup> J. Ingenhous, « Ueber Ernährung der Pflanzen und Fruchtbarkeit des Bodens. » Trad. G. Fischer. Leipzig, 1798, p. 57. Le même auteur a aussi émis l'idée que les plantes tirent leur carbone de la décomposition de l'acide carbonique.

<sup>2</sup> Mém., I, p. 360 et 419.



ganes pneumatiques, et le font circuler dans tout leur organisme. Ils se distinguent en ce que les insectes tirent tout leur oxygène de l'atmosphère, tandis que les parties vertes des plantes en produisent une certaine quantité, plus même qu'elles n'en ont besoin ; elles dégagent le reste dans l'air. Pendant la nuit, les mêmes plantes absorbent l'oxygène de l'atmosphère. Meyen<sup>1</sup> avait déjà mieux saisi la différence de ces deux fonctions. « Les plantes, » dit-il, « aspirent constamment, tant dans l'obscurité qu'à la lumière, de l'oxygène qui sert à la formation d'acide carbonique ; celui-ci est dégagé sans interruption ; en cela, la respiration des végétaux coïncide parfaitement avec celle des animaux ; c'est seulement l'effet du soleil sur les plantes qui rend chez elles cette fonction si compliquée. La décomposition de l'acide carbonique à la lumière et le dégagement d'oxygène qui en résulte me paraissent tout à fait distincts de la respiration proprement dite. Depuis longtemps, Link a déjà émis cette idée. » Il a encore raison plus loin lorsqu'il fait rentrer la décomposition d'acide carbonique dans les phénomènes de nutrition ; mais alors il se trompe en attribuant à cet effet la formation des grains de chlorophylle. C'est H. von Mohl qui le premier a, avec sa clarté habituelle, décrit et distingué positivement la respiration et l'assimilation (Vegetab. Zelle dans « Wagner's Handwörterbuch, » p. 242 à 244).

#### b. Production de chaleur.

§ 79. *Introduction.* Les transformations chimiques qui ont la cellule pour théâtre et qui, commençant par l'absorption d'oxygène, se terminent par la production d'acide carbonique (et d'eau), produisent de la chaleur<sup>2</sup>. Il ne suit pas de là que la température des tissus soit constamment plus élevée que celle de l'atmosphère ambiante ; de nombreuses causes de refroidissement agissent en sens contraire ; ce sont celles qui consomment littéralement de la chaleur (dégagement d'oxygène à la lumière, évaporation) et celles qui en emmènent (rayonnement et conductibilité) ; plus la surface de la plante est étendue, plus le refroidissement est énergique, et il peut être tel que l'intérieur soit à une température moins élevée que le milieu ambiant. Une autre circonstance très-générale tend encore à diminuer l'échauffement produit par la combustion du carbone : c'est la grande proportion de l'eau de végétation, dont les combinaisons solides ou dissoutes, qui seules produisent de la chaleur, ne

<sup>1</sup> Meyen, *Physiol.*, II, 162.

<sup>2</sup> Ce n'est qu'à cette source que j'attribue la production de chaleur, parce qu'elle est permanente et indubitable ; mais bien d'autres phénomènes locaux et temporaires agissent dans le même sens ; des substances dissoutes qui se solidifient mettent de la chaleur en liberté ; des substances solides qui se dissolvent en absorbent.

représentent qu'une faible partie. La chaleur spécifique considérable de l'eau tendra toujours, quelle que soit l'énergie vitale de la plante, à rendre presque nulle l'élévation de température. Une seconde circonstance agit encore dans le même sens : la production de chaleur est surtout active dans les cellules dans lesquelles les transformations de substances sont le plus rapides ; mais le plus souvent, de pareilles cellules sont entourées de masses de tissus relativement inactifs ; c'est ainsi que le cambium, les couches criblées et le parenchyme de l'écorce sont enfermés entre le bois à travers lequel monte l'eau d'un côté, et entre les couches extérieures de l'écorce de l'autre côté ; ces dernières, bien que mauvaises conductrices de chaleur, doivent cependant en emmener beaucoup dans l'eau ou dans l'air ambiant. Une élévation de température qui à elle seule suffirait à échauffer notablement une cellule isolée, restera presque sans effet lorsque, par conductibilité, elle sera distribuée à une grande masse de tissus. En outre, nos appareils thermométriques rendent très-difficile l'appréciation de faibles différences de température dans certaines couches de cellules.

D'après tout ce qui précède, il n'est pas surprenant que la production de chaleur dans les tissus soit, à de rares exceptions près, difficile à constater.

Il faut souvent se contenter d'être sûr de la production de chaleur ; les chiffres qu'on essaie de donner sont souvent fort au-dessous de la valeur réelle. La détermination de la quantité totale de chaleur produite dans une masse de tissus pendant un temps donné pourrait seule faire avancer d'une manière un peu sensible nos connaissances dans cet ordre de phénomènes ; mais jusqu'à présent, aucune expérience suffisamment exacte n'a été tentée dans cette direction<sup>1</sup>.

Je laisse ici de côté toutes les tentatives faites pour constater la présence de chaleur produite dans le corps ligneux des arbres ; la continuelle destruction des cellules ligneuses doit effectivement en mettre un peu en liberté ; mais ce phénomène, qui a pour théâtre des tissus déjà morts, n'a rien à faire avec la végétation ; d'ailleurs le corps ligneux, soit à cause de l'action compliquée de la conductibilité (Krutzsch), soit à cause des courants d'eau qui le traversent incessamment, est un des objets les plus désavantageux pour constater de faibles variations de température<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> J. Sachs, « Ueber eine Methode, die Quantitäten der vegetabilischen Eigenwärme zu bestimmen » (Sitzungsber. d. kais. Akad. der Wiss. Wien, 1858, Band XXVI, 326) ; travail dont j'ai cité les résultats les plus essentiels lorsque j'ai parlé de la transpiration.

<sup>2</sup> Voyez chap. II de ce volume et un bon travail de Rameaux, Ann. des Sc. nat., 1843, XIX, 5.

§ 80. *Production de chaleur dans les fleurs.* Les fleurs, et en particulier les organes de reproduction, se distinguent, ainsi que nous l'avons vu, par une absorption d'oxygène, une production d'acide carbonique abondantes. La chaleur produite par cette combustion est souvent assez considérable pour élever de plusieurs degrés la température des tissus, surtout si la plante en observation offre une masse compacte d'organes de surface peu étendue; les spathes des Aroïdées, qui offrent à un très-haut degré la réalisation de ces conditions, ont été les premières fleurs chez lesquelles Lamarck remarqua en 1777 une production de chaleur. Depuis soixante ans environ, un très-grand nombre de botanistes ont étudié ce phénomène, et lors même que les méthodes d'observations laissent souvent à désirer, le grand nombre des données permet d'arriver à des résultats assez positifs.

### I. *Production de chaleur dans les spadices des Aroïdées.*<sup>1</sup>

Tous les observateurs s'accordent à dire que l'échauffement du spadice commence au moment de l'épanouissement du spathe, et se prolonge pendant le temps de la fécondation.

Différents points ne sont pas en même temps au même degré de température; ce sont le sommet du spadice et les anthères qui paraissent le siège de la production de chaleur la plus active. On peut, dans des circonstances favorables, constater une période journalière; la température s'élève jusqu'à une certaine heure pour s'abaisser ensuite et remonter le lendemain. Le moment du maximum varie d'une espèce à l'autre, et parfois dans la même espèce suivant certaines circonstances extérieures. Hubert a observé à Bourbon le maximum de température de l'*Arum cordifolium* (*Colocasia odora*) avant le lever du soleil, et du *Caladium pinnatifidum* le soir<sup>1</sup>. D'après Senebier et Dutrochet, le maximum chez l'*Arum maculatum* se rencontre à toute heure du jour; par contre, Ad. Brongniart, Vrolik et de Vriese l'observèrent régulièrement dans l'après-midi chez la *Colocasia odora*; ces observateurs n'ont pas remarqué, ce qui ressort pourtant de leurs tabelles, que la température de ce spadice suit les oscillations de celle de l'atmosphère. Il paraît cependant évident, d'après les recherches de Dutrochet, qu'une cause inconnue inhérente à la plante détermine l'amplitude de cette oscillation.

<sup>1</sup> Vrolik et de Vriese, *Ann. des Sc. nat.*, 1836, V, 140.

L'échauffement du spadice est dû à un phénomène de combustion qui se manifeste par l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique : Senebier a déjà émis cette hypothèse, que de Saussure a corroborée, et après lui Vrolik, de Vriese, Hubert et Garreau. Vrolik et de Vriese ont montré que l'échauffement est plus considérable dans l'oxygène pur que dans l'air, et presque nul dans l'azote et l'acide carbonique; de Saussure avait déjà reconnu que les parties les plus chaudes du spadice sont celles qui dégagent le plus d'acide carbonique, et, suivant Garreau, l'oscillation dans la température correspond à une oscillation analogue dans la production d'acide carbonique.

L'amidon est une des substances qui paraît fournir le plus de matériaux à la combustion et à la production finale d'acide carbonique et d'eau; il se trouve en abondance dans les différentes parties de la fleur avant l'épanouissement du spathe, et disparaît presque entièrement pendant le temps de la fécondation (Sachs).

α) Senebier<sup>1</sup> a le premier noté les oscillations de température chez l'*Arum maculatum*, en appliquant un petit thermomètre contre le spadice d'une plante enracinée; il abritait son instrument du soleil; voici, par exemple, une de ses tables :

Heure.	Tempér. de l'air.	Tempér. du spadice.
3 <sup>h</sup> ap. m.	15,6° C.	16,1° C.
5 »	14,7	17,9
5 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> »	15	19,8
6 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> »	15	21,0
6 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> »	14,9	21,8
7 »	14,3	21,2
9 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> »	15	18,5
10 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> »	14	15,7
5 av. m.	14,1	14,1

Senebier ajoute avoir constamment trouvé le maximum entre 6 et 8 heures du soir. Dutrochet<sup>2</sup>, au contraire, qui a suivi une méthode d'observation assez différente, place le maximum entre 8 heures du matin et midi. Sa méthode, que je décrirai plus loin, imparfaite s'il s'agit de différences minimes, est très-exacte pour les écarts un peu considérables, et il a été le seul à faire ses observations dans une température de l'air constante, ce qui ne fait dépendre les oscillations absolument que du végétal lui-même. Les plantes étaient en pots; une extrémité de l'aiguille thermo-électrique était plantée dans le spadice, tandis que l'autre était enveloppée de papier. La transpiration, que rien n'empêchait, rendait les résultats

<sup>1</sup> Senebier, *Physiol. végét.*, III, 315.

<sup>2</sup> *Ann. des Sc. nat.*, 1840, XIII, 1.

un peu trop faibles. Je cite ici trois tabelles se rapportant l'une au sommet renflé du spadice, et les deux autres aux organes mâles et femelles de la fleur d'*Arum maculatum*.

1) Spathe épanoui le 2 mai à 4 h. après midi.

Heure.		Excès de temp. du sommet.	Temp. de l'air.
4	ap. m.	9,81° C.	15,5° C.
5	$\frac{1}{2}$ »	10,40	15,7
6	$\frac{1}{4}$ »	6,93	15,7
7	»	5,93	15,6
8	»	3,51	15,3
9	»	1,90	15,0
10	»	1,18	14,8

Le jour suivant, la déviation de l'aiguille fut nulle; elle fléchit même dans le sens opposé à cause du froid produit par l'évaporation.

2) Le 7 mai, à 1 heure, le spathe d'une plante maintenue dans l'obscurité s'était ouvert.

*Température des anthères.*

Jour.	Heure.	Excès de temp. des organes mâles.	Temp. de l'air.
7 mai.	9 $\frac{1}{4}$ ap. m.	1,90° C.	17,1° C.
»	10 »	1,56	17,1
8 mai.	2 av. m.	1,31	17,1
»	7 »	2,76	17,0
»	8 »	3,34	»
»	8 $\frac{1}{2}$ »	3,68	»
»	9 »	4,27	»
»	9 $\frac{3}{4}$ »	4,68	»
»	10 $\frac{1}{2}$ »	4,90	»
»	11 »	4,68	»
»	12 $\frac{1}{4}$ ap. m.	4,48	»
»	2 $\frac{1}{2}$ »	2,76	»
»	4 »	1,90	»
»	5 »	1,75	»
»	6 $\frac{1}{2}$ »	1,12	16,8
»	8 »	0,50	16,5
»	9 »	0,25	16,5

3) Spathe ouvert le 4 mai, à 2  $\frac{1}{2}$  heures.

L'aiguille fut plantée dans les fleurs femelles.

Jour.	Heure.	Excès de temp. de la fleur femelle.	Temp. de l'air.
4 mai.	2 $\frac{3}{4}$ ap. m.	1,40° C.	14,5° C.
»	3 $\frac{1}{2}$ »	1,12	»
»	4 $\frac{3}{4}$ »	1,00	»
»	5 $\frac{5}{4}$ »	0,81	»

PRODUCTION DE CHALEUR.

321

Jour.	Heure.	Excès de temp. de la fleur femelle.	Temp. de l'air.
4 mai.	7 $\frac{1}{4}$ ap. m.	0,69° C.	14,3° C.
»	9 »	0,50	14,1
»	10 »	0,37	14,0
5 mai.	6 av. m.	1,12	»
»	7 »	1,62	»
»	8 »	1,75	14,3
»	9 »	1,50	14,7
»	10 »	1,06	15,0
»	11 »	0,93	»
»	12 »	0,87	»
»	1 ap. m.	0,81	»
»	2 »	0,75	15,0
»	3 »	0,56	15,2
»	4 »	0,31	15,3
»	5 »	0,25	15,4
»	6 »	0,18	15,5
»	7 »	0,12	15,3
»	8 »	0,0	»
»	9 »	0,12	»
»	10 »	0,18	15,0

Contrairement à celles de Dutrochet, les tabelles de Vrolik et de de Vriese <sup>1</sup> montrent que la température du spadice de *Colocasia odora* suit les oscillations de celle de l'atmosphère. On s'en aperçoit facilement en reproduisant les tabelles dans un système de coordonnées où les heures représentent les abscisses et les températures du spadice et de l'air les ordonnées; les courbes sont de même forme; celle du spadice s'écarte seulement notablement plus de l'abscisse que celle de l'air. Le matin, l'intervalle est presque nul; il augmente jusqu'après midi, où la température du spadice atteint son maximum; plus tard, les deux courbes se rapprochent de nouveau. Ce n'est pas au moment de l'ouverture des anthères que la température du spadice est la plus élevée. Une inflorescence, dont la spathe s'était ouverte le 28 avril, était le 29, à 3 heures après midi, de 7,2° C. plus chaude que l'atmosphère; le 1<sup>er</sup> mai, entre 2 et 5 heures après midi, au moment de la sortie du pollen, la différence n'était plus que de 6,7° C.; le 2 mai, elle s'éleva, à 9 heures après midi, à 8,9° C., et le 3, dans l'après-midi, à 7,8° C.; le 4, elle était nulle. Chez un autre spadice, la température s'éleva après l'émission du pollen, à 3 heures après midi, de 8,9° C.; le jour suivant, à midi, de 8,3° C.; le troisième jour, à 2 heures après midi, de 10° C. au sommet du spadice, et le quatrième jour, de 1,7° seulement. Dans un travail postérieur, les mêmes auteurs <sup>2</sup> parlent d'un spadice de *Colocasia odora* qui, avant l'ouverture des anthères, avait dans l'après-midi une chaleur propre de 9°; le jour de la sortie du pollen, ce n'était plus que 1,7° C., puis une demi-heure plus tard, 11° C., et le jour suivant 6,2° C.

<sup>1</sup> Vrolik et de Vriese, Ann. des Sc. nat., 1886, V, 139.

<sup>2</sup> Id., 1889, XI, 68-69.

β) Les maxima observés sont probablement toujours au-dessous de la valeur réelle, parce que la boule du thermomètre ne touche le spadice que d'un côté, ou même est simplement dans son voisinage.

Hubert <sup>1</sup>, dans l'île Bourbon, observa en groupant 5 spadices d'*Arum cordifolium* (*Colocasia odora*) autour de la boule du thermomètre une température de 44° (C. ?), celle de l'air étant de 19°; et avec 12 spadices de 49,5°. Göppert <sup>2</sup> trouva dans un spadice détaché d'*Arum Dracunculus* une température de 27° (C. ?), l'air étant à 13°. Vrolik et de Vriese ne virent jamais chez le *Colocasia odora* la différence s'élever à plus de 11°. Senebier (l. c.) observa chez l'*Arum maculatum* une chaleur propre de 7° C., et Dutrochet de 10,4° C.

γ) Le maximum de température paraît avoir constamment son siège au sommet du spadice; la valeur moyenne se rencontre dans les anthères, et le minimum dans les organes femelles. Dutrochet trouva chez l'*Arum maculatum* une chaleur propre de 10,4° C. au sommet de l'inflorescence, de 4,9° dans les anthères, de 1,7° dans les pistils. D'après Vrolik et de Vriese (1836): pistils stériles 2,7° C., anthères 4,4° C., étamines stériles 4,4° C.; le jour suivant: 3,9° — 4,5° — 7,2°; le troisième jour: pistils stériles 3,3° C., étamines stériles 6,7° C.; le quatrième jour: 1,7° — 8,9° C.; le cinquième jour: 1,1° C. — 7,8° C. Sur un autre spadice, les maxima furent pendant quatre jours au sommet, les suivants: 8,9°, 8,3°, 10,0°, 1,5° C.; dans les parties inférieures où sont les organes reproducteurs: 0,6°, 3,3°, 1,1° C., 0,0° C.

δ) Hubert a le premier mentionné le rapport entre la respiration et la production de chaleur dans les fleurs; de Saussure l'a prouvé par de nombreuses expériences <sup>3</sup>. Les spadices d'*Arum maculatum*, dont la température s'élève à peine au-dessus de celle de l'atmosphère, ne consomment en vingt-quatre heures que cinq à six fois leur volume d'oxygène, soit pas plus que les autres fleurs; dans les spadices un peu plus chauds, il en est tout autrement; il en enferma un avec sa spathe (vol.: 6,6 cent. cubes) dans une atmosphère limitée de 1000 cent. cubes sur la cuve à mercure; au bout de vingt-quatre heures, 99 % de l'oxygène était transformé en acide carbonique (200 cent. cubes); l'inflorescence avait donc absorbé 30 fois son volume de gaz; le jour suivant, elle ne dégagait que 5 fois son volume d'acide carbonique. Un autre spadice fut coupé en trois morceaux: 1) la spathe; 2) le sommet; 3) la partie inférieure qui portait les organes de reproduction; chaque partie fut laissée pendant vingt-quatre heures dans une atmosphère de 1000 cent. cubes. La spathe transforma 5 fois, le sommet 30 fois et les organes reproducteurs 132 fois leur volume d'oxygène en acide carbonique. L'*Arum Dracunculus* donna des résultats analogues. Un spadice de cette espèce, dont les parties solides représentaient 74 cent. cubes (poids: 74 gr.), consuma en vingt-quatre heures 963 cent. cubes d'oxygène, 13 fois son volume; une inflorescence dépouillée de la spathe consuma dans le même temps 57 fois son volume

<sup>1</sup> Voyez: de Saussure, *Ann. des Sc. nat.*, 1822, XXI, 285.

<sup>2</sup> Göppert, « *Ueber Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen.* » Wien, 1832, 25.

<sup>3</sup> Th. de Saussure, « *De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre.* » *Ann. des Sc. nat.*, 1822, XXI, 287.

d'oxygène. Un autre spadice d'*Arum Dracunculus* fut coupé en quatre parties; en vingt-quatre heures, la spathe (poids : 55 gr.) consumma la moitié de son volume d'oxygène; le sommet (poids : 13,7 gr.), 26 fois son volume (= 356 cent. cubes); la partie qui portait les anthères (poids : 2 gr.), 35 fois, et les organes femelles (poids : 3 gr.), 10 fois. Vrolik et de Vriese (Ann. des Sc. nat., 1839, v. XI, p. 73) employèrent un appareil assez compliqué pour pouvoir étudier le spadice de *Colocasia odora* dans différents gaz sans le séparer de la plante. Dans l'oxygène, la température du spadice était de 2,8° plus élevée que chez une plante gardée dans la serre chaude; le jour suivant, la différence était de 5° C. — Dans l'azote pur, un spadice déjà chaud se refroidit; un autre ne s'échauffa pas du tout, et son développement s'arrêta. Dans une autre expérience<sup>1</sup>, un spadice tenant à la plante fut enfermé dans une atmosphère limitée; il commença par s'échauffer, puis se refroidit lorsque tout l'oxygène fut transformé en acide carbonique.

Garreau<sup>2</sup> employa l'appareil représenté dans la fig. 38. Un thermomètre pénètre à travers le bouchon dans l'intérieur d'une petite cloche tubulée; sa boule est enveloppée de taffetas gommé criblé de petits trous *a*. Dans celui-ci pénètre le spadice d'un *Arum italicum* *s*, fixé dans une éprouvette *h* pleine de sable. Le vase dans lequel repose la cloche est plein d'eau. La cloche elle-même est revêtue à l'intérieur d'une couche de potasse qui absorbe l'acide carbonique produit; son volume est mesuré par l'ascension de l'eau. L'expérience ne commençait que lorsque le spadice était déjà chaud. Celle que je vais citer fut faite le 4 juin 1851; température de l'air : 18° C.

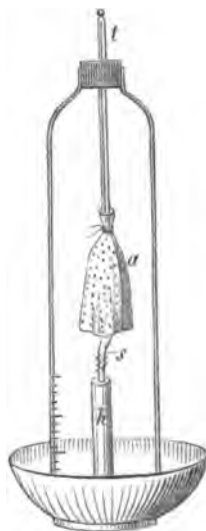


Fig. 38.

Durée.	Excès de température du spadice.	Moyennes.	Oxygène consommé.	Volume d'oxygène consommé par 1 vol. du spadice.
1 <sup>re</sup> heure. { 3 h. $\frac{1}{2}$	2,5° C.	} 3,2° C.	39 c. c.	11,1
{ 4 h. $\frac{1}{2}$	3,9 »			
2 <sup>me</sup> heure. { 4 h. $\frac{1}{2}$	3,9 »	} 5,3 »	57 »	16,2
{ 5 h. $\frac{1}{2}$	6,7 »			
3 <sup>me</sup> heure. { 5 h. $\frac{1}{2}$	6,7 »	} 7,8 »	75 »	21,4
{ 6 h. $\frac{1}{2}$	8,9 »			
4 <sup>me</sup> heure. { 6 h. $\frac{1}{2}$	8,9 »	} 8,3 »	100 »	28,5
{ 7 h. $\frac{1}{2}$	7,7 »			
5 <sup>me</sup> heure. { 7 h. $\frac{1}{2}$	7,7 »	} 6,0 »	50 »	14,2
{ 8 h. $\frac{1}{2}$	4,2 »			
6 <sup>me</sup> heure. { 8 h. $\frac{1}{2}$	4,2 »	} 2,7 »	20 »	5,7
{ 9 h. $\frac{1}{2}$	1,2 »			
Moyenne par heure =		5,5° C.	56,8 c. c.	16,1

<sup>1</sup> Vrolik et de Vriese, Ann. des Sc. nat., 1840, XIV, 360.

<sup>2</sup> Garreau, « Mémoire sur les relations qui existent entre l'oxygène consommé par



Garreau a encore donné deux autres tabelles analogues qui montrent le même rapport entre l'oxygène consommé et la chaleur propre; les trois moyennes sont les suivantes :

1 <sup>re</sup> expérience :	chaleur moyenne = 5,5°;	oxygène consommé = 16,1
2 <sup>me</sup> »	» = 6,1°;	» = 16,9
3 <sup>me</sup> »	» = 7,3°;	» = 17,3

Les chiffres de la dernière colonne indiquent combien un volume du spadice contient de volumes d'oxygène.

\*) Hubert et de Saussure ont remarqué que des quantités considérables de vapeur d'eau se condensaient sur les parois des récipients, renfermant des spadices de *Colocasia odora* et d'*Arum Dracunculus*. On ne sait point encore s'il faut attribuer la présence de cette eau à la transpiration activée par l'élévation de la température ou à d'autres causes. L'eau produite en même temps que l'acide carbonique aux dépens de la substance organique ne peut représenter qu'une faible portion de cette quantité.

## II. Production de chaleur dans d'autres fleurs.

C'est encore Th. de Saussure qui, le premier, a tenté ces recherches, mais il n'a jusqu'ici pas trouvé d'imitateur. Il ne s'est pas seulement borné aux fleurs dont il avait étudié la respiration, il en a encore observé 60 autres espèces dont la forme, la disposition intérieure, etc., étaient favorables à l'expérience. Il s'est servi d'un thermoscope de la construction de Pictet; c'était une boule de verre de 9<sup>mm</sup> de diamètre munie d'un tube long et étroit, ouvert aux deux bouts; l'instrument est plein d'air, et le tube renferme un index mobile (une goutte d'eau ou d'alcool) qui parcourt un espace de 2 cent. lorsque la température de la boule varie de 1° C. Les fleurs à examiner étaient placées dans un endroit où la température fut constante, un certain temps avant le commencement de l'expérience. Le thermoscope portait des bras mobiles qui permettaient à l'observateur de l'introduire dans la fleur, et de l'en ressortir sans s'approcher trop près.

Un grand nombre de fleurs se maintenaient, à cause de la transpiration, un peu plus froides que l'air ambiant. Ce n'est que dans trois cas qu'il fut possible de constater une chaleur propre dans les fleurs : *Cucurbita*, *Bignonia radicans*, *Polianthes tuberosa*.

Lorsque, dit de Saussure, on applique entre 7 et 10 heures avant midi la boule du thermoscope contre la base des anthères de Cu-

le spadice de l'*Arum italicum* en état de paroxysme et la chaleur qui se produit. »  
Ann. des Sc. nat., 1851, XVI, 25.

curbita Melo Pepo, on voit souvent, si la fleur est bien fraîche et provient d'une plante jeune, l'index parcourir un espace de 8 à 9 cent.<sup>1</sup>, ce qui représente une augmentation de température de 4 à 5° C.; dans un certain cas, la différence fut même de 8 à 10°. L'auteur examina à différentes reprises 30 fleurs mâles, et n'en rencontra pas une seule où l'augmentation de température ne fût pas sensible. Si les plantes sont vieilles et que leurs feuilles soient recouvertes d'une efflorescence blanche, la différence n'est pas aussi marquée; pendant la pluie ou la rosée, elle n'est pas appréciable; la température de l'air la plus favorable à ces observations est de 15 à 20° C. Les fleurs femelles s'échauffent beaucoup moins que les mâles. Les résultats obtenus avec des fleurs de Cucurbita Pepo sont les mêmes. Aux mois de juillet et d'août, des fleurs parfaitement intactes de *Bignonia radicans* s'échauffent également un peu. En faisant pénétrer la boule dans l'intérieur de la corolle aussi profondément que possible, on remarque une différence de 0,5° C.

Dans le *Polianthes tuberosa*, ce ne sont que les premières feuilles épanouies d'une inflorescence dans lesquelles se manifeste une élévation de température de 0,3° C.

De Saussure ne paraît pas attribuer seulement à la forme des fleurs leur refroidissement si fréquent; il semble même disposé à admettre d'autres causes d'échauffement que la combustion du carbone.

Caspary (*Flora*, 1856, p. 219) a étudié avec assez de soin les phénomènes de production de chaleur dans la fleur de la *Victoria regia*; la température s'élève déjà dans les boutons, surtout dans les anthères; au moment de l'épanouissement, elle s'abaisse de nouveau pour s'élever encore au bout de 1-4 heures. La fleur est alors de 0,55°-4,04° R. plus chaude que l'eau dans laquelle la plante croît, et de 6,45-11,1° R. plus chaude que l'air; chaque jour, au lever du soleil, la température de la fleur atteint son minimum, et son maximum à midi. La chaleur est produite dans les filaments, les staminodes, les pétales et les pistils, mais surtout dans les anthères, qui sont parfois de 2,9°-5,95° R. plus chaudes que l'eau, et de 8,66°-12,2° R. (?) plus chaudes que l'air. Les pétales, les staminodes et les stigmates sont notablement plus frais. Cependant, vers le troisième jour, la température des anthères s'abaisse, et alors les stigmates sont de 0,8-1° R. plus chauds qu'elles. D'une fleur à l'autre,

<sup>1</sup> L'original porte « millim. » ce qui est sans doute une erreur typographique.

il y a des variations notables. La température moyenne de la fleur diffère d'autant plus de celle de l'air, que celui-ci est plus froid (?). La production de chaleur continue jusqu'à l'ouverture des anthères et à l'émission du pollen, qui a lieu ordinairement pendant la seconde nuit (certains points de ce travail me paraissent peu clairs).

D'après Göppert (*Wärmeentwicklung*, 1830, p. 185), Schulz aurait constaté un échauffement dans les fleurs de *Cactus grandiflorus* et de *Pancreas maritimum*; d'après Unger (*Anat. und Physiol.*, p. 403), de Vriese aurait fait la même observation sur le *Cycas circinalis*.

§ 81. *La production de chaleur pendant la germination a été d'abord reconnue dans la préparation du malt d'orge; Göppert<sup>1</sup> l'a plus tard observée dans différentes espèces. Après avoir fait ramollir un grand nombre de graines dans l'eau, il les mettait en tas; elles commençaient là à germer et à s'échauffer. Pour mieux empêcher encore la déperdition de chaleur, il les entassait quelquefois dans des vases de bois enveloppés d'étaupe. Dans ces conditions, plus la germination est rapide, plus il y a de chaleur produite; mais souvent les graines moisissent et se décomposent. Le grand défaut de cette méthode git dans la trop faible quantité d'air qui arrive aux graines; on pourrait peut-être y remédier tout en gardant le même principe. En tous cas, ces expériences prouvent positivement la production de chaleur dans la germination, surtout si l'on ne s'occupe que de l'effet produit pendant les premiers jours. D'ailleurs, dans bien des cas, les graines se développèrent assez pour qu'on ne pût pas attribuer à leur décomposition la chaleur produite. En s'en tenant donc à la première période de la germination, où il n'y avait pas encore de moisissure, on peut en toute sécurité citer les chiffres suivants, qui indiquent la différence de température entre les graines et l'atmosphère: Blé et avoine, 9-10° R.; maïs, 5-6° R.; pois et chanvre, 6-7° R.; trèfle, 14° R.; *Spergula arvensis*, 9° R.; *Brassica Napus*, 17° R.; *Carum Carvi*, 6° R. Des bulbilles d'*Allium sativum*, des pommes de terre, traitées de la même façon, s'échauffèrent de 2,7° R. sans qu'il y eût apparence de décomposition.*

§ 82. *Production de chaleur dans les organes verts de végétation. Je laisse ici de côté tous les travaux de date un peu ancienne, les méthodes d'observation ne permettant pas d'avoir la moindre confiance dans les résultats<sup>2</sup>. Je ne parlerai que des observations de date récente de Göppert et de Dutrochet.*

<sup>1</sup> « Ueber Wärmeentwicklung in den lebenden Pflanzen. » Wien, 1832.

<sup>2</sup> Voyez-en le résumé dans Göppert, « Ueber die Wärmeentwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und Schutzmittel. » Breslau, 1830, p. 135-177.

Pour préserver autant que possible la chaleur produite dans les organes de végétation contre la conductibilité, le rayonnement et l'évaporation, Göppert (l. c.) a employé une méthode analogue à celle qui lui avait réussi dans ses recherches sur la germination; il entassait une certaine quantité de plantes, et plaçait le thermomètre au milieu; les différences à observer devant être très-faibles, il fallait expérimenter à un moment où la température de l'air n'offrit que de faibles oscillations; un abaissement rapide du thermomètre, par exemple, pourrait conduire, grâce au peu de conductibilité des organes végétaux, à de graves erreurs. Avant le commencement de l'expérience, les plantes étaient maintenues pendant un certain temps à l'endroit où elle devait se faire.

« Le plus souvent, » dit Göppert, « le thermomètre commence par baisser de  $\frac{1}{2}$ , ou de 1 degré pour se relever ensuite. Avait-il atteint une hauteur supérieure à celle qu'il occupait dans l'atmosphère, il fléchissait dès qu'on éloignait les enveloppes protectrices de la plante. » Göppert employait soit des rameaux coupés, soit des plantes entières; pour les maintenir frais, il faisait plonger les premiers dans l'eau. Dans une de ces expériences, 14 onces de plantes d'avoine de 3 pouces de longueur (qui, par conséquent, n'avait pas entièrement dépassé la période de germination) étaient mises en un tas. Pendant trois jours, la température de l'air oscilla entre 15,1 et 15,6° R.; celle des plantes d'avoine entre 16,6 et 18,4° R.; elles étaient encore parfaitement saines après l'expérience, et continuèrent à croître.

Vingt tiges de maïs et de *Cyperus esculentus* attachées ensemble se maintinrent de 1 à 1,5° au-dessus de la température de l'air. Une livre de plantes d'*Hyoscyamus niger* en fleurs munies de leurs racines s'échauffèrent en deux heures de 0,3°; pendant la troisième heure, de 0,9°; de la quatrième à la dixième, de 1,4° à 1,8°; le troisième jour ce n'était plus que 1°. Quatre livres de plantes de *Sedum acre*, une livre de rameaux de *Pinus Abies*, d'*Eupatorium caannabinum*, de *Solidago arguta* en fleurs, s'échauffèrent de 1,5 à 2°. Pendant seize heures, la température de 10 livres de fruits verts de *Phaseolus vulgaris* se maintint entre 19,2 et 19,5°, tandis que celle de l'air oscillait de 17,4° à 15,4°. En une heure, la température d'une livre de plantules de *Spergula arvensis*, longues de 1 pouce, s'éleva de 1 degré. Des plantes de pois qui avaient déjà servi aux expériences sur la germination se maintinrent, lorsqu'elles eurent atteint une longueur de 2-4 pouces, de 4 à 5° au-dessus de

la température de l'air (1 livre). Huit jours plus tard, les mêmes plantes (384 exemplaires), longues de 10 à 12 pouces, pesaient 24 onces; leur température oscillait entre 17,5 et 19,4°, tandis que celle de l'air était 16,5-16,4°.

Dutrochet<sup>1</sup> compare les plantes aux animaux à sang froid, et conclut à la nécessité de la production de chaleur par la respiration chez les premières. Sa méthode diffère beaucoup de celle de Göppert. Il a employé deux appareils, dont l'un est représenté dans la fig. 39; *o, e, h* est une aiguille thermo-électrique que les fils *n g* et

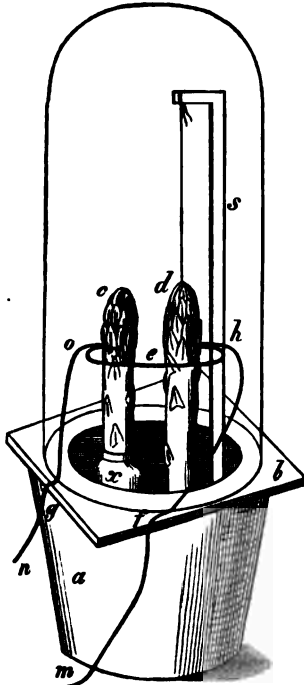


Fig. 39.

*m f* mettent en relation avec le multiplicateur; la partie *e* est en fil de fer, les parties *o* et *h* et leurs prolongements en fil de cuivre; les deux extrémités de *e* sont soudées avec *o* et avec *h*, et les points de soudure vernis sont plantés dans les rameaux *c* et *d*. *c* est l'organe vivant dont il s'agit d'observer la température; il repose dans le vase d'eau *x*; *d* a été tué auparavant; il est suspendu par un fil au support *s*, et sert de point de comparaison. Le pot à fleurs *a* est rempli de sable humide et recouvert de la plaque de gypse *b*, sur laquelle repose une grande cloche de verre; les bords de cette dernière sont entourés de sable humide. Dans des expériences préliminaires, on compare les écarts de l'aiguille du multiplicateur avec des différences de température connues; toutes les précautions sont prises pour écarter les causes d'erreur. Le rameau

qui sert de point de comparaison a été tué par immersion dans de l'eau à 50° C. à l'air libre; le rameau vivant est toujours un peu plus chaud, ce qui peut s'expliquer par la transpiration un peu plus lente de ses tissus. Mais si, tandis qu'une des extrémités de l'aiguille est introduite dans le rameau *c*, l'autre est enveloppée de papier, c'est l'inverse qui a lieu; la transpiration dans l'organe vivant suffit pour abaisser sa température. C'est à écarter cette cause d'erreur en

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat., 1840, XIII, I.

diminuant la transpiration qu'est destinée la cloche de verre. Mais tant que l'air de la cloche n'est pas absolument saturé de vapeur d'eau, la transpiration continue; le rameau mort qui transpire davantage se maintient donc à une température un peu plus basse que le rameau vivant. Cette considération, quelque minime qu'elle paraisse, peut avoir son importance lorsqu'il s'agit, comme dans toutes les expériences de Dutrochet, de dixièmes et de centièmes de degrés. Ce qui parle cependant en faveur de l'exactitude de ces recherches, faites d'ailleurs consciencieusement, c'est la constance presque absolue de la température de l'air et la périodicité régulière des oscillations de l'aiguille thermo-électrique de la plante. Il suffit, du reste, que les résultats de Dutrochet prouvent absolument une production de chaleur dans les organes de végétation; la plus ou moins grande exactitude des indications numériques est de bien moindre importance.

Les maxima de Dutrochet, quelques dixièmes de degré à peine, paraissent bien faibles lorsqu'on les compare aux résultats obtenus par Göppert. Quelque vraisemblance qu'on puisse trouver dans ces petites valeurs, il ne faut pas oublier que leur faiblesse même les rend plus sujettes à caution. Avant de décider lequel de Göppert ou de Dutrochet se rapproche le plus de la vérité, il faut attendre de nouvelles observations, faites avec les méthodes perfectionnées dont nous disposons aujourd'hui.

Une tige fleurie d'*Euphorbia Lathyris* fut préparée un soir pour l'expérience; l'aiguille thermo-électrique fut plantée sous l'inflorescence; les observations ne commencèrent que le lendemain matin, lorsque l'équilibre se fut bien établi entre la température de la plante et celle de l'air.

*Euphorbia Lathyris*, d'après Dutrochet.

Jour.	Heure.	Excès de température de la plante.	Température de l'air.	Jour.	Heure.	Excès de température de la plante.	Température de l'air.
5 juin	6 av.m.	0,09° C.	16,8° C.	6 juin	6 av.m.	0,00° C.	16,2° C.
	7 »	0,11	»		7 »	0,03	16,2
	8 »	0,12	»		8 »	0,06	16,3
	9 »	0,18	16,9		9 »	0,09	16,5
	10 »	0,25	17,0		10 »	0,11	16,8
	11 »	0,28	17,2		11 »	0,15	16,8
	12 midi.	0,31	17,3		12 midi.	0,15	17,1
	1 ap.m.	0,34	17,5		1 ap.m.	0,18	17,2
	2 »	0,28	17,7		2 »	0,12	17,4
	3 »	0,28	17,7		3 »	0,12	17,6
	4 »	0,18	17,8		4 »	0,06	17,5
	5 »	0,12	17,6		5 »	0,03	17,5
	6 »	0,06	17,5		6 »	0,03	17,4
	7 »	0,03	17,4		7 »	0,015	17,0
	8 »	0,03	17,2		8 »	0,00	16,8
	9 »	0,015	17,0		9 »	0,00	16,5
	10 »	0,00	17,0		10 »	0,00	16,3

Le 7 juin, le maximum était insignifiant ; le 8, la production de chaleur avait entièrement cessé. Jamais les expériences ne durèrent plus longtemps. Le maximum revient tous les jours à la même heure pour la même plante, mais à des heures différentes pour différentes plantes.

Plantes.	Heure du maximum.	Maximum.	Température de l'air.
<i>Rosa canina</i> . . . . .	10 av.m.	0,21° C.	22,0° C.
<i>Allium Porrum</i> . . . . .	11 »	0,12	23,8
<i>Borrago officinalis</i> . . . . .	12 midi.	0,09	19,0
<i>Euphorbia Lathyris</i> . . . . .	1 ap.m.	0,34	17,5
<i>Papaver somniferum</i> . . . . .	1 »	0,21	20,4
<i>Cactus flabelliformis</i> . . . . .	1 »	0,12	19,5
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	1 »	0,22	13,8
<i>Impatiens Balsamina</i> . . . . .	1 »	0,11	16,0
<i>Alyanthus glandulosa</i> . . . . .	1 »	0,16	22,0
<i>Campanula medium</i> . . . . .	2 »	0,31	16,2
<i>Sambucus nigra</i> . . . . .	2 »	0,21	19,3
<i>Lilium candidum</i> . . . . .	2 »	0,28	19,5
<i>Asparagus officinalis</i> . . . . .	3 »	0,25	12,0
<i>Lactuca sativa</i> . . . . .	3 »	0,09	21,8

D'après Dutrochet, c'est dans les bourgeons situés le plus haut

sur la tige que la production de chaleur est le plus énergique; à mesure qu'on descend, elle diminue. Ce fait s'accorde bien avec l'idée que la production de chaleur doit être d'autant plus forte que la consommation d'oxygène est plus active. Dans le bois même très-jeune, de tilleul, d'ormeau, de sapin, il n'y a pas de chaleur propre; il y en a au contraire dans la moelle tant qu'elle contient de la sève.

Dutrochet a fait encore une série d'observations sur la *Campanula Medium*, maintenue dans l'obscurité au moyen d'un récipient de carton qui remplaçait la cloche de verre; pendant quatre jours, la température s'éleva depuis le matin jusqu'à 2 heures après midi pour s'abaisser vers le soir; le cinquième jour, il n'y avait plus de différence sensible; lorsque, le sixième jour, la plante fut remise à la lumière, l'effet recommença à se faire sentir. Le point de soudure de l'aiguille introduit entre les pétales de *Pæonia*, de *Papaver*, de *Rosa* ne donna aucun signe d'échauffement; dans l'ovaire, au contraire, l'effet fut marqué. L'auteur a encore constaté une période journalière dans le fruit vert de *Solanum Lycopersicum*, et une production de chaleur dans un certain nombre d'autres fruits. Il cite enfin l'excès de température de différents champignons; chez le *Boletus ærus* (æneus?) le maximum atteignit la valeur de 0,45° C.

### c. Phosphorescence.

§ 83. La phosphorescence des plantes en putréfaction ne rentre point dans notre sujet, et je la laisse ici entièrement de côté; les données, nombreuses à la vérité, sur la luminosité des feuilles, des fleurs, des sèves laiteuses, sont si incomplètes, que même les faits qu'elles affirment ne me paraissent pas positifs. Ces phénomènes sont en tous cas si rares que, lorsqu'ils se produisent, ce n'est qu'un observateur purement fortuit qui peut les constater. Je me bornerai à citer brièvement les principaux auteurs qui ont traité cette question<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> C.-F.-Ph. Martius, *Reise in Brasilien*, II, 726 et 746 (luminosité de la sève laiteuse d'une *Euphorbia*). — P. de Candolle, *Physiol.*, II, 681 (extrait des travaux de Røper). — Meyen, *Physiol.*, II, 194. — Hartig, *Bot. Zeitung*, 1855, p. 148 (phosphorescence du bois). — Tulasne, *Ann. des Sc. nat.*, 1848, IX (phosphorescence de l'*Agaricus olearius*, du *Rhizomorpha subterranea*, et de feuilles de chêne mortes). — Fries, *Flora* (Regensburg), 1859, n° 11 et 12 (résumé historique et observations personnelles sur la phosphorescence des fleurs).



Les phénomènes de phosphorescence de l'*Agaricus olearius* et du *Rhizomorpha* sont parmi les mieux constatés et les plus évidemment liés avec la vie de la plante. D'un ouvrage assez digne de foi de Fabre sur l'*Agaricus olearius*, et d'observations anciennes sur le *Rhizomorpha*, il ressort que la phosphorescence est aussi intimement liée à la présence de l'oxygène atmosphérique qu'à la vie de la plante; de même que la production de chaleur, la production de lumière paraît dépendre de la respiration.

L'*Agaricus olearius*, d'un jaune doré, croît dans toute la Provence, dans les mois d'octobre et de novembre, au pied des oliviers; d'après Delile et Fabre, ce n'est que l'hymenium qui reluit, et point les spores blanches; d'après Tulasne<sup>1</sup>, le stipe possède aussi cette propriété, du moins par places; l'intérieur du champignon serait également lumineux. Fabre, qui a fait ces observations par une température moins élevée n'a pas constaté ce fait. Mais tous les observateurs s'accordent à dire que le champignon ne luit que pendant la vie; avec la mort, le phénomène cesse immédiatement; de très-jeunes individus brillent comme les vieux. Fabre<sup>2</sup> a caractérisé cette apparence comme une lumière blanche, tranquille, uniforme, semblable à celle du phosphore dissous dans l'huile. Ses observations furent faites au mois de novembre par une température de 10 à 12° C. Il affirme positivement que l'*Agaricus* brille le jour comme la nuit, ce que Schmitz a déjà énoncé pour le *Rhizomorpha*<sup>3</sup>. Une insolation prolongée, le degré d'humidité de l'air ne paraissent pas avoir d'influence sur ce phénomène; le champignon brille également bien par la pluie, dans l'air saturé de vapeur et dans l'eau; la phosphorescence ne cesse que si l'*Agaricus* est desséché jusqu'à périr. Au-dessous de + 3 à + 4° C., la phosphorescence disparaît pour reparaitre quand la température s'élève; elle atteint son maximum entre 8 et 10° C., et n'augmente plus depuis là; elle cesse dans l'eau chaude à 50° C. par suite de la mort du champignon.

Un *Agaricus* phosphorescent s'éteint dans l'hydrogène et dans l'acide carbonique. Même après quelques heures de séjour dans ces gaz, il reprend ses propriétés à l'air. Il ne faut cependant pas qu'il reste trop longtemps dans l'acide carbonique, qui le détériore.

<sup>1</sup> La température était de 18 à 20° C., les surfaces de section brillent plus si elles ont été exposées un certain temps à l'air. Tulasne, Ann. des Sc. nat., 1848, X, 345.

<sup>2</sup> Fabre, Recherches sur la cause de la phosphorescence de l'Agaric de l'olivier. Ann. des Sc. nat., 1855, IV.

<sup>3</sup> Linnæa, XVII, 527.

La luminosité n'augmente pas dans l'oxygène pur, mais diminue au contraire au bout de trente-six heures.

Au point de vue théorique, le fait le plus important mentionné par Fabre, c'est que l'*A. olearius*, lorsqu'il est phosphorescent, produit beaucoup plus d'acide carbonique que lorsqu'il ne l'est pas. Le chapeau et les lamelles produisirent en trente-six heures, dans l'oxygène pur, 4,41 cent. cubes d'acide carbonique pour un gramme de substance (temp. : 12° C.) ; un gramme de substance non phosphorescente ne produit dans le même temps que 2,88 cent. cubes d'acide carbonique<sup>1</sup> ; un morceau phosphorescent éteint à une température suffisamment basse ne produit plus que 2,64 cent. cubes d'acide carbonique en quarante-quatre heures ; il était donc redescendu au niveau des parties qui ne luisent jamais. L'*hymenium* phosphorescent ne paraît pas produire de chaleur.

Fabre conclut son mémoire par les observations suivantes : La phosphorescence est un effet de la respiration des champignons, et doit être rapportée aux mêmes causes que la production de chaleur de différentes phanérogames, et en particulier des Aroïdées. Il doit y avoir cependant chez l'*Agaricus* une organisation particulière, puisque les fleurs d'Aroïdées et même de *Cucurbita*, qui absorbent bien plus d'oxygène et dégagent bien plus d'acide carbonique, ne s'illuminent pas. Différentes causes concourent à ce résultat conjointement à l'absorption d'oxygène. Meyen (*Physiol.* III, p. 197), d'après Esenbeck, Nöggerath et Bischoff, regarde la phosphorescence du *Rhizomorpha* comme un effet de la respiration qui cesse dans le vide et dans les gaz irrespirables, et augmente dans l'oxygène. D'après Tulasne (*l. c.*, p. 349), les fentes et crevasses des *Rhizomorphes* deviennent plus phosphorescentes après vingt-quatre heures de contact avec l'air comme celles de l'*Agaricus olearius*. Le même auteur mentionne encore quelques autres champignons phosphorescents ; ce sont : l'*Agaricus igneus* d'Amboina, *noctilucens* de Manille et *Gardneri* du Brésil.

<sup>1</sup> D'après Fabre, une grenouille d'un gramme expire dans le même laps de temps, 4,03 cent. cubes d'acide carbonique.

## X

**TRANSFORMATIONS DES PRINCIPES NUTRITIFS**

## CHAPITRE DIXIÈME

**Origine et formation des principes élaborés  
qui entrent dans la constitution des parties  
organisées de la cellule.**

§ 84. *Introduction.* D'après son titre, le but de ce chapitre serait de montrer exactement par quelle série de transformations chimiques les matériaux originels (acide carbonique, eau, ammoniac, acide nitrique, sels métalliques) produisent peu à peu les nombreuses combinaisons qui forment la partie organique de la plante, et sont ordinairement désignées sous le nom de produits de l'assimilation (principes élaborés)<sup>1</sup>. Malheureusement, la solution de ce problème est à peine commencée, et les documents que nous possédons offrent de telles lacunes que, même par analogie et spéculation, il est impossible de les compléter d'une manière satisfaisante. Il n'existe, à proprement parler, aucune théorie de l'assimilation et des transformations des principes végétaux. Nous connaissons bien les matériaux et leurs produits définitifs, mais nous ne sommes

<sup>1</sup> Au point de vue théorique, la chimie ne peut naturellement pas reconnaître de différence entre les combinaisons organiques et inorganiques (Kékulé, *Lehrb. d. Org. Chem.*, 1861, I, 8). Les physiologistes doivent seulement distinguer les principes que la plante tire de l'extérieur, et ceux qu'elle produit par la transformation des premiers : les uns sont les principes nutritifs, les autres les principes élaborés.

point en état de montrer comment les derniers dérivent des premiers suivant les lois de la chimie ordinaire. Ce n'est qu'ici et là que certains faits nous apparaissent un peu clairs, au milieu de l'obscurité générale qui enveloppe ces phénomènes (élimination de l'oxygène par suite de la décomposition d'acide carbonique, dégagement d'acide carbonique succédant à l'absorption d'oxygène). Par des combinaisons et des décompositions artificielles, la chimie est arrivée à reproduire un grand nombre de principes végétaux, et il n'est pas douteux que les métamorphoses ainsi produites ne s'exécutent dans les plantes. Mais aussi longtemps que nous ne pourrons pas indiquer dans quel ordre elles se succèdent, dans quelles cellules ou dans quelles couches de tissus, à quel moment et dans quelles conditions elles se réalisent, nous resterons dans le champ de l'hypothèse pure.

Lorsque les recherches expérimentales nous ont montré quels sont les principes nutritifs indispensables aux plantes; lorsque l'analyse nous a indiqué leurs produits de transformations; lorsqu'enfin la chimie théorique a découvert les rapports probables entre les premiers et les seconds, il reste aux physiologistes à combiner tous ces faits isolés, à voir lesquels se réalisent chez les plantes. Le seul moyen d'arriver à ce résultat est une étude attentive de la distribution des principes dans l'organisme; il faut les poursuivre jusque dans les cellules isolées, chercher à saisir leur rapport avec le développement des organes, observer attentivement le moment de leur apparition. L'analyse chimique ne peut isoler suffisamment les différentes parties de la plante, et ne donne sur tous ces faits que des renseignements très-vagues; il faut la compléter au moyen des méthodes microchimiques. La difficulté qui se présente ordinairement ici est de trouver des réactions suffisamment caractéristiques, pour être reconnaissables sous le microscope. Il en existe heureusement pour quelques-uns des principes élaborés les plus répandus, pour ceux qui ont un rapport évident avec le développement des organes; nous les connaissons ainsi un peu mieux que les autres, mais leur étude ne peut être complétée que par de nombreuses hypothèses. Nous considérons la plupart de ces principes comme le produit définitif des transformations, mais nous manquons de critères pour reconnaître les combinaisons qui forment les anneaux intermédiaires de la chaîne.

Ce bref exposé de l'état de la question suffira pour nous justifier de n'avoir pas même essayé de donner une solution complète du

problème posé en commençant. Il montrera pourquoi nous nous bornons à exposer les faits les plus connus concernant les principes élaborés et les produits organiques. Si nous considérons ces derniers (protoplasma, nucléus, chlorophylle, membranes) comme le but final des transformations, et que nous n'étudions les principes élaborés que dans leurs rapports avec eux, nous laisserons de côté un très-grand nombre de combinaisons dont les rapports, dont le rôle dans la vie des plantes ne sont pas connus. Ce mode de faire est d'autant plus justifiable que ces substances-là ne sont pas généralement répandues dans le règne végétal, et que ce qui en est connu se trouve rassemblé dans les ouvrages de chimie. Ce n'est pas notre affaire de décrire des combinaisons chimiques comme telles, mais seulement dans leurs relations avec l'activité vitale.

Lorsque, dans ce qui va suivre, nous désignerons certains principes élaborés, combustibles sous le nom de « matériaux des organes, » il ne faut voir là qu'une abréviation; tous les produits organiques se composent de trois facteurs, à savoir : l'eau, les principes combustibles (cendres) et les principes peu oxygénés, combustibles; nous n'avons aucune raison pour donner le pas à l'un sur les autres. Nous ne prétendons point par cette expression laisser de côté l'eau et les cendres, mais nous avons déjà étudié la première, et nous la reprendrons plus tard à un autre point de vue; quant aux cendres, leur rôle dans la constitution des organes et dans les transformations chimiques est si peu connu qu'il est impossible d'en dire quelque chose de positif.

#### a. Matériaux du protoplasma.

§ 85. La substance du protoplasma, du nucléus et des grains de chlorophylle n'a pas encore été analysée; mais les réactions microchimiques montrent que ce sont les combinaisons albumineuses qui en forment les parties essentielles, le squelette moléculaire pour ainsi dire<sup>1</sup>; en analysant les organes riches en protoplasma, on y trouve, en effet, toujours une forte proportion de substances protéiques.

Ces substances sont à l'état frais, molles et souvent même pâ-

<sup>1</sup> Propriétés chimiques et physiques des substances albumineuses, voir dans Ludwig, Lehrbuch der Physiol. des Menschen, I.

teuses : une chaleur supérieure à 50° C., l'alcool, les acides minéraux dilués les transforment en une matière solide et résistante qu'on a comparée au blanc d'œuf coagulé et qui, en tous cas, doit provenir d'une modification du même ordre d'une partie de leurs éléments. Pendant la vie, elles ne retiennent pas les matières colorantes ; après la mort, au contraire, elles les absorbent, les accumulent avec énergie comme le blanc d'œuf coagulé ; leur couleur devient beaucoup plus foncée que celle de la liqueur ambiante. Comme le blanc d'œuf également, elles sont dissoutes par la potasse caustique ; vis-à-vis des autres bases et des acides, elles se comportent d'une manière assez irrégulière, mais il n'y a rien là qui contredise leur nature albumineuse ; les rapports sont, en tous cas, bien plus nombreux que les différences.

Il est cependant vraisemblable et, dans certains cas, positif que les substances du groupe du protoplasma contiennent entre les molécules albumineuses, d'autres matières, dont les réactions caractéristiques sont à la vérité masquées, mais dont la présence ressort d'autres faits, que nous énumérerons plus loin.

H. von Mohl, l'auteur qui a le plus étudié le protoplasma, a déjà positivement affirmé que la protéine entre pour une part importante dans sa composition et dans celle du nucleus (Vegetab. Zelle, p. 200). Quant à la partie plastique incolore de la chlorophylle, sous quelque forme qu'elle se présente, on a été longtemps à douter de sa véritable nature à cause des erreurs incompréhensibles de Mulder. Cependant, dès 1814, Treviranus prenait les grains de chlorophylle pour des masses albumineuses colorées en vert, et Mohl reconnut également leur nature protéique (l. c., p. 204).

Une série d'observations sur les réactions caractéristiques des grains de chlorophylle (Flora, 1863, p. 193) m'ont confirmé dans l'opinion émise au paragraphe précédent.

1) *Les réactions de couleur*, faciles à constater pour le protoplasma et le nucleus (après la mort), sont masquées chez les grains de chlorophylle par la coloration verte. Il faut donc d'abord écarter celle-ci par extraction dans l'alcool. En outre, la plupart des grains de chlorophylle renferment des quantités plus ou moins considérables d'amidon qui peuvent également modifier les réactions. J'ai donc employé de préférence ceux d'*Allium Cepa*, qui n'en contiennent que dans une couche autour des faisceaux fibro-vasculaires. Dans ce qui va suivre, j'entendrai donc par chlorophylle celle qui a été décolorée dans l'alcool et qui provient (sauf désignation spéciale) de l'*Allium Cepa*.

Le protoplasma, le nucleus et la chlorophylle attirent l'iode contenu dans une solution, l'accumulent dans leurs tissus et revêtent une teinte qui varie, suivant les cas, du jaune clair au brun foncé.

*Solutions de matières colorantes.* Les substances dissoutes pénètrent, dans les trois cas, énergiquement les tissus. L'extrait de cochenille aci-

dulé (acide acétique) et la solution ammoniacale de carmin donnent des résultats particulièrement évidents : la coloration ne se manifeste qu'après la mort de la cellule, occasionnée dans la plupart des cas par le réactif lui-même. La résistance du protoplasma contre la pénétration des matières colorantes, l'une de ses propriétés les plus caractéristiques, se manifeste d'une manière très-évidente dans les cellules à sève rouge, bleue, etc. Pendant la vie, le protoplasma et le nucleus restent incolores : mais aussitôt après la mort, ils absorbent énergiquement la sève. L'extrait de cochenille ne colore pas seulement les grains de chlorophylle d'*Allium Cepa*, mais encore ceux de maïs, de pommes de terre, de dahlia, qui contiennent toujours de l'amidon.

Traités par l'acide nitrique chaud ou froid, lavés dans l'eau, puis baignés dans l'ammoniaque ou la potasse, le protoplasma, le nucleus (*A. Cepa*, *Solanum tuberosum*, *Cucurbita*), les grains de chlorophylle (*A. Cepa*, *Beta*, *Solanum tub.*) prennent la couleur jaune caractéristique de la Xantho-protéine.

Le protoplasma, les grains de chlorophylle trempés dans le sulfate de cuivre en solution concentrée, lavés dans l'eau, puis traités par la potasse, prennent une belle teinte violette. Cette réaction est encore douteuse pour le nucleus.

L'effet de ces réactions sur les substances dont nous nous occupons est parfaitement le même que sur les substances albumineuses (blanc d'œuf, gluten, caséine, etc.). L'emploi du réactif de Millon, la coloration dans l'acide sulfurique avec ou sans sucre, la coloration violette produite par la cuisson dans l'acide chlorhydrique, fournissent de nouvelles preuves à l'appui de cette thèse ; mais le résultat des expériences est moins net.

2) La solubilité dans les acides et les alcalis est très-différente pour les trois substances que nous étudions ; chez la même, elle varie suivant son âge. La coagulation dans l'alcool diminue toujours la solubilité ; elle est en général moindre pour les grains de chlorophylle que pour le protoplasma et le nucleus. Tout ce qui va suivre ne se rapporte qu'à l'*Allium Cepa*.

*Solution de potasse concentrée.* Après trois quarts d'heure d'immersion, les grains de chlorophylle, dans des sections minces de jeunes feuilles, avaient encore leur forme et leur couleur ; lorsqu'on rajoute de l'eau, ils se réduisent en un mucilage vert homogène ; en neutralisant avec de l'acide acétique et rajoutant un peu de solution d'iode, on obtient comme résidu de la chlorophylle une masse granuleuse d'un jaune brun. — Dans des coupes minces de feuilles vertes maintenues pendant cinq jours dans la solution de potasse, la chlorophylle était réduite en une masse homogène, verdâtre, huileuse, qui, par places, était sortie des cellules sous forme de grosses gouttes arrondies ; la préparation se maintint dans cet état pendant trois semaines. — Des grains de chlorophylle de feuilles décolorées dans l'alcool avaient encore, au bout de quatre jours, leur forme normale ; mais trempés dans l'eau, ils se réduisirent en une solution transparente dans laquelle se précipita, après neutralisation par l'acide acétique et addition d'iode, une substance granuleuse colorée en jaune. — Dans d'autres cas, au bout de trois quarts d'heure de séjour dans la potasse, les grains de chlorophylle étaient réduits en une masse huileuse remplie de vacuoles, qui se dissolvait dans l'eau et se précipitait sous l'influence

de l'acide nitrique et de l'iode. — Une autre fois, les grains de chlorophylle avaient encore leur forme au bout de trois semaines, mais ils se dissolvaient dans l'eau.

Ainsi une solution concentrée de potasse, sans attaquer toujours la forme extérieure des grains de chlorophylle, leur fait subir une transformation qui les rend solubles dans l'eau<sup>1</sup>. Le protoplasma et le nucleus se comportent, d'une manière générale, comme les grains de chlorophylle.

*Ammoniaque.* Après une immersion d'une heure dans ce réactif, les grains de chlorophylle avaient encore leur forme; mais ils avaient pris un aspect spongieux et offraient de nombreuses vacuoles; l'eau ne produisit pas le même effet qu'après la potasse. Après neutralisation par l'acide acétique et addition d'iode, ils avaient toujours la même netteté de contours, mais étaient colorés en brun. Les nuclei, dans les membranes du bulbe d'*Allium Cepa*, étaient complètement dissous après une heure d'immersion dans l'ammoniaque; si toutefois ils avaient été auparavant coagulés dans l'alcool, l'ammoniaque était impuissant à les dissoudre. Le protoplasma et le nucleus, dans les sections minces de fruits de courge, étaient dissous en deux heures par l'ammoniaque; la neutralisation par l'acide acétique et l'addition d'iode les précipitent en une masse jaune et granuleuse.

*L'acide phosphorique*, du poids spécifique de 1060, ne dissout pas en deux heures les grains de chlorophylle. Les nuclei de tubercules d'*Helianthus tuberosus* changeaient considérablement d'aspect dans le même temps, mais n'étaient pas dissous; par contre, ceux d'un très-jeune fruit de *Cucurbita* disparaissent en une demi-heure.

*L'acide sulfurique anglais* dissout les membranes cellulaires d'*Allium Cepa*, et laisse seulement les utricules primordiaux qui brunissent sous l'influence de l'eau et de l'iode; de petites éminences sont tout ce qui reste des grains de chlorophylle; la même chose se présente chez les feuilles décolorées dans l'alcool. Le protoplasma et le nucleus semblent, du moins dans les jeunes cellules, rapidement dissous par l'acide sulfurique et colorés en rose rougeâtre ou en brun.

*L'acide acétique* ne change pas la forme des grains de chlorophylle frais; par cuisson, ils deviennent spongieux, mais ne se dissolvent pas. Au bout de trois heures, les nuclei des oignons d'*Allium Cepa* n'étaient pas dissous, mais fortement gonflés.

Remarquons enfin, en terminant, que tous ces dissolvants étaient employés en masses très-considérables relativement à celle de la plante.

§ 86. *Les rapports qui existent entre le nucleus et le protoplasma* ne nous intéressent qu'en ce qui touche aux substances dont ils sont formés. — D'après les recherches peu nombreuses que nous possédons sur ce sujet difficile, le nucleus paraît être un produit secondaire vis-à-vis du protoplasma, dont il se sépare. Il se redissout

<sup>1</sup> Voyez Max Schultze, « Ueber Kalilauge als Conservationsmittel für protoplasmatische thierische Gebilde » (Ueber den Bau der Nasenschleimhaut. Halle, 1862, p. 92).



quelquefois plus tard, et se mélange avec lui avant la division des cellules. Il manque dans beaucoup d'algues à cellules allongées, dans la plupart des lichens et des champignons <sup>1</sup>.

La substance du nucleus est douée de la propriété suivante: après s'être mélangée avec celle du protoplasma, elle s'en sépare de nouveau en se rassemblant autour de plusieurs centres d'attraction (disparition du nucleus et réapparition de deux ou plusieurs nuclei avant la division de la cellule mère du pollen ou des spores <sup>2</sup>). Après cette opération, les nouveaux nuclei offrent ensemble un volume plus considérable, probablement aussi une plus grande masse de substance que le nucleus primitif. Cette augmentation de la matière du nucleus est encore plus évidente lorsque, comme dans les cellules mères des spores d'*Anthoceros* <sup>3</sup>, ou dans le sac embryonnaire des phanérogames, le nucleus primitif persiste, tandis qu'en même temps il s'en forme de nouveaux aux dépens du protoplasma, dont les molécules se réunissent autour de nouveaux centres d'attraction.

La substance du nucleus peut donc se mouvoir à travers les molécules du protoplasma; peut-être se forme-t-elle d'abord et augmente-t-elle par une transformation chimique de ce dernier. Nous ne connaissons absolument rien sur la nature chimique des *nucléoles*; ils semblent se séparer de la substance du nucleus.

Les deux nuclei sont-ils dus à une division du nucleus primitif ou à une formation entièrement nouvelle; nous n'avons pas à nous prononcer ici là-dessus; c'est cependant la seconde alternative qui paraîtrait la plus probable (Braun, *Verjüngung*, p. 226). Lorsque le nucleus se divise, il doit tirer les matériaux nécessaires à sa croissance (car il augmente toujours de volume après cela) du protoplasma qui l'environne. On n'a jamais rencontré de nucleus hors du protoplasma dans la sève.

C'est à Hofmeister que sont dues les recherches les plus exactes et les plus détaillées sur la disparition et réapparition des nuclei. D'après lui <sup>4</sup>, aussitôt après la séparation des cellules mères du pollen les unes des autres, leur division prochaine est annoncée par la dissolution graduelle du nucleus; sa grandeur diminue, ses contours perdent leur netteté, les nucléoles disparaissent. « Finalement, la partie centrale de la cellule se trouve remplie d'un liquide transparent, fortement réfringent. Cet espace

<sup>1</sup> De Bary, *Flora*, 1862, p. 247. — Pringsheim, *Verh. d. Leopoldina* 15, I Abth., 442. — Hofmeister, *Handb. der Physiol. Bot.*, II, 1<sup>re</sup> partie (de Bary), p. 10.

<sup>2</sup> Hofmeister, « *Vergleichende Untersuch. u. s. w. der höheren Kryptogamen*, 1851, p. 72.

<sup>3</sup> H. v. Mohl, *Vermischte Schriften*, 1845, p. 88. — Hofmeister, *Vergl. Unters.* 1851, p. 7.

<sup>4</sup> Hofmeister, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen II. Monocotyledonen*, p. 634 (*Abh. der Königl. sächs. Ges. d. Wiss.*, VII).

se distingue d'une vacuole par le peu de netteté de ses contours. Sous l'influence de l'eau, ce liquide transparent se coagule en plusieurs masses de forme irrégulière. » — « Les deux nouveaux nuclei paraissent d'abord sous la forme de gouttelettes ellipsoïdales, rarement sphériques, d'un liquide à peine troublé par de très-fines granulations; ils sont à peine plus réfringents que le reste du contenu de la cellule. Leurs limites exactes sont souvent difficiles à reconnaître; les nucléoles n'apparaissent que plus tard. » Le même auteur a décrit des phénomènes analogues dans le sac embryonnaire avant et après la fécondation (l. c., p. 670, 695).

§ 87. *La chlorophylle dérive du protoplasma*, comme le nucleus; d'abord intimement mélangée avec lui, elle s'en sépare peu à peu<sup>1</sup>. Chez les Protococcacées, les Palmellacées, les gonidies des Lichens, la chlorophylle ne se distingue jamais du protoplasma (comme cela arrive pour le nucleus chez les algues, lichens et champignons). Le principe colorant se répand dans toute la cellule, et la chlorophylle n'est pas autre chose que du protoplasma vert; dans la division des cellules, elle joue tout à fait le rôle du protoplasma incolore<sup>2</sup>. Dans les algues d'un ordre un peu plus élevé, le protoplasma vert et celui qui reste incolore se séparent décidément (Conjuguées); le premier acquiert des formes déterminées (plaques, étoiles, rubans); le second reste ordinairement mobile (Spirogyra). La chlorophylle prend encore ici une part active aux divisions et réunions des cellules (conjugation). On ne sait pas comment elle se sépare du protoplasma incolore. En remontant la série, à partir des algues supérieures, la chlorophylle affecte toujours la forme de grains, et existe à côté du protoplasma incolore et du nucleus; dans tous les phénomènes de changements de forme, division, croissance des cellules, elle semble jouer un rôle purement passif. Toute l'activité se trouve dans le protoplasma incolore. Il n'y a pas de doute que c'est aux dépens de ce dernier que se forment soit la partie plastique des grains, soit le principe colorant; cela fait, il ne reste souvent dans la cellule (et surtout dans les feuilles) que des quantités insignifiantes de protoplasma incolore. J'ai pu suivre pas à pas ce mode de développement pour les grains de chlorophylle pariétaux, et l'idée de Gris, d'après laquelle ils dériveraient du nucleus, ne me paraît point fondée. Les deux parties constituantes de la chlorophylle, la matière plastique et le principe colorant sont, pendant leur période de développement, indépendantes l'une de

<sup>1</sup> Mohl a déjà mentionné ce fait, *Veget. Zelle*, p. 204.

<sup>2</sup> Comparez, par exemple, le développement des zoospores d'*Hydrodictyon* avec ceux d'*Achlya*.

l'autre. Dans le protoplasma encore homogène apparaît d'abord un principe colorant jaune, qui précède parfois de beaucoup l'apparition des grains, et ne devient vert que sous l'influence de la lumière. Suivant le mode d'éclairage, la couleur apparaît avant, après la formation des grains, ou en même temps.

Dans une très-jeune cellule qui doit renfermer des grains de chlorophylle pariétaux, le protoplasma est incolore, homogène et sans granules (feuilles primordiales de monocotylédones ou dicotylédones avant la germination); il recouvre les parois d'une couche épaisse qui renferme le nucleus. Dans ce protoplasma paraît d'abord le principe colorant jaune; ensuite la couche pariétale se scinde en portions polygonales serrées les unes contre les autres. Il semble qu'il y ait dans cette couche un certain nombre de centres d'attraction, également distincts les uns des autres, autour desquels s'amasse le protoplasma; les petits vallons qui séparent les polygones les uns des autres se creusent toujours plus, jusqu'à ce que ceux-ci soient parfaitement isolés. Les grains de chlorophylle ainsi formés sont appliqués contre une couche mucilagineuse incolore, l'utricule primordial, lequel les sépare de la paroi de la cellule et qui est souvent tout ce qui reste du protoplasma (feuilles de *Phaseolus*, *Dahlia*, *Helianthus tuberosus*, etc.).

Dans d'autres cas (cotylédons d'*Allium Cepa*), le protoplasma jaune se masse d'abord autour du nucléus, puis se rapproche toujours plus de la paroi; il se remplit peu à peu de vacuoles, et finit par être entièrement divisé en grains; des fils de protoplasma incolore subsistent entre le nucleus et la paroi. Le développement des grains de chlorophylle non pariétaux qui nagent dans l'intérieur de la cellule, portés par le protoplasma, n'est pas complètement connu. Leur partie plastique, dont les molécules sont répandues entre celles du protoplasma, se rassemble autour de certains centres d'attraction; lorsque le protoplasma se trouve amassé près du nucleus, les grains une fois formés sont emmenés par des courants dans le reste de la cellule. La principale différence entre les grains de chlorophylle pariétaux et libres me paraît être la quantité de protoplasma incolore qui reste après leur formation. Très-faible ou nulle dans le premier cas, elle est parfois assez considérable dans le second pour charrier les grains de chlorophylle.

Si nous cherchons maintenant à nous rendre un peu compte de ce qui se passe dans l'intérieur des cellules pour la formation des grains de chlorophylle, nous arrivons à peu près aux résultats sui-

vants : Avant tout, la chlorophylle ne se développe jamais dans la sève, mais toujours dans le protoplasma. Entre les molécules de ce dernier, se forment des particules d'au moins deux espèces ; les unes sont de nature albumineuse ; les autres fournissent la matière colorante. Ces molécules de formation secondaire se rassemblent autour de certains centres d'attraction, s'isolent toujours plus du protoplasma, se serrent les unes contre les autres et finissent par former les grains de chlorophylle ; du protoplasma primitif il peut, nous l'avons dit, ne rester presque rien <sup>1</sup>. Chaque grain de chlorophylle est alors une petite masse solide formée d'une substance molle, souvent mucilagineuse, dans laquelle les molécules de nature protéique, de beaucoup les plus abondantes, sont intimement mélangées aux molécules colorantes. L'amidon, que les grains renferment ordinairement plus tard, n'a absolument rien à faire avec leur développement ; c'est un produit de leur activité vitale telle qu'elle se manifeste sous l'influence des rayons lumineux. Ce n'est que dans les organes qui ne sont pas primitivement destinés à contenir de la chlorophylle (tubercules de pommes de terre exposés à la lumière) que le protoplasma incolore se groupe autour de grains d'amidon déjà formés, les enveloppe et finit par verdir <sup>2</sup>. Produits dans ces conditions-là, ces organes devraient être désignés sous le nom de fausse chlorophylle. Comparées à la chlorophylle normale des feuilles, les vésicules vertes que Weiss a décrites dans la pulpe de certains fruits (*Lycium barbarum* et *Solanum dulcamara*) ne sont que d'une importance tout à fait secondaire <sup>3</sup>. « A côté des grains de chlorophylle normaux qui sont dispersés dans le protoplasma, se trouvent des vésicules protoplasmiques d'abord incolores qui contiennent quelques grains d'amidon ; la matière granuleuse de la sève se précipite sur leur surface, y verdit, et l'on a ainsi des grains de chlorophylle contenant de l'amidon ; ils sont ordinairement enfermés un certain nombre ensemble dans une vésicule incolore. » On voit aussi dans l'endosperme du gui (et peut-être d'autres embryons) des masses floconneuses de protoplasma se colorer en vert. Les

<sup>1</sup> Dans la très-grande majorité des cas, les grains de chlorophylle sont solides ; ils peuvent cependant parfois, comme le protoplasma de certaines cellules, contenir des vacuoles qui se remplissent de sève. Voyez A. Gris, Ann. des Sc. nat., 1857, VII, conclusion du premier paragraphe sur le Phajus et l'*Acanthophippium*.

<sup>2</sup> Böhm, Sitzungs. der kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1857, p. 30.

<sup>3</sup> A. Weiss, Sitzungs. der kais. Akad. d. Wiss. Wien. Naturw. Kl. CI, Band XLIX, 1<sup>re</sup> partie, 1864. « Unters. über die Entwicklungsgesch. der Farbstoffe in den Pflanzenzellen. »

grains de chlorophylle de forme typique peuvent se multiplier par division. Ce phénomène, fréquent chez les Cryptogames<sup>1</sup>, est rare chez les Phanérogames<sup>2</sup>. Le grain, après s'être un peu allongé, se sépare en deux par un étranglement horizontal.

Les grains nés directement dans le protoplasma, comme ceux qui sont un produit de division, s'accroissent plus tard par intus-susception et dépassent notablement leur volume primitif; la croissance des grains pariétaux est proportionnelle à la grandeur de la cellule; ce phénomène paraît dépendre de la lumière, même chez les grains qui se sont formés dans l'obscurité. Il ne faut pas confondre avec la croissance véritable de la chlorophylle, l'augmentation de volume des grains sous l'influence de l'amidon qu'ils contiennent.

Nous ne connaissons absolument rien de la manière dont s'opère cette croissance; là où les grains sont noyés dans le protoplasma, ils tirent probablement directement de ce dernier leurs principes nutritifs. Quant aux grains pariétaux, ils doivent trouver dans la sève des substances protéiques dissoutes, qu'ils absorbent et transforment dans leur intérieur en chlorophylle.

Les premières recherches approfondies sur le développement des grains de chlorophylle sont dues à A. Gris<sup>3</sup>; il pense que ces petits organes peuvent se développer de différentes manières. « Une gelée verte émanée du nucleus » s'étend sur la paroi de la cellule (feuilles de *Vanilla*, *Solanum tub.*; *Hortensia*, *Vicia Faba*, *Magnolia*, *Glycine*, etc.); quelquefois en même temps se développe un réseau mucilagineux dans lequel naissent des granules vertes (*Sempervivum*, *Lilium*); ailleurs, la gelée ne s'écarte pas ou presque pas du nucleus (*Acuba japonica*); elle se sépare en fragments polyédriques ou en petites masses sphériques. Quelquefois le grain se forme autour de particules d'amidon préexistantes (*Acuba japonica*), mais ce cas est de beaucoup le plus rare; l'amidon est presque toujours un produit de formation secondaire (*Solanum tub.*, *Hortensia*, *Magnolia*). De quelque façon que les grains de chlorophylle se soient développés, ils finissent presque toujours par envelopper le nucleus. Ainsi, c'est du nucleus que ceux-ci tireraient parfois leur origine. Cette relation, contre laquelle je me suis déjà élevé autrefois, n'est point générale et ne me paraît même absolue dans aucun cas. Le fait que le protoplasma avant ou pendant sa division en grains s'amoncele autour du nucleus, n'est point une preuve

<sup>1</sup> Nägeli l'a découvert dans les *Chara* (*Zeitschrift f. wiss. Bot.*, 1847, p. 111); je l'ai vu dans les paraphyses de *Funaria* et les feuilles de *Mnium roseum*; Milde, dans les proembryons d'Equisétacées (*Verh. der Leopoldina*, 15. Bd. 2. Abth., p. 264); Wigand, chez les Polypodiacées (*Bot. Unters.*, 37); et Hofmeister chez l'*Anthoceros* et le *Fissidens* (*Vergl. Unters. höheren Kryptog.* 3, 4, 10, 65).

<sup>2</sup> Observé par Sanio chez les Pipéracées (*Bot. Zeitung*, 1864, p. 199).

<sup>3</sup> A. Gris, *Recherches microscopiques sur la chlorophylle*. *Ann. des Sc. nat.*, 1857, VII, 179.

suffisante en faveur de cette conclusion <sup>1</sup>. Dans les deux cas suivants, le nucleus n'a évidemment rien à faire avec le développement des grains de chlorophylle : 1° dans les cellules de beaucoup d'algues et de lichens qui n'ont pas de nucleus ; 2° dans les feuilles des plantes phanérogames à grains de chlorophylle pariétaux. En outre, Gris n'a pas bien distingué les deux phénomènes de formation de la matière plastique des grains et de production de matière colorante <sup>2</sup>.

Ainsi que je l'ai indiqué dans le paragraphe précédent, j'ai observé, dans les feuilles et les cotylédons de beaucoup de plantes, la formation des grains de chlorophylle aux dépens d'une épaisse couche pariétale de protoplasma gélatineux. Dans ces recherches, il faut absolument que les coupes soient excessivement minces et les grossissements considérables. Dans les feuilles primordiales d'embryons de *Phaseolus*, *Vicia Faba*, *Ricinus*, *Helianthus*, etc., on reconnaît déjà avant la germination la couche pariétale de protoplasma formée d'une substance très-homogène et fortement réfringente ; plus tard, lorsque la graine commence à se développer, elle devient plus mucilagineuse, se remplit de chromogène jaune, puis se scinde en granules serrés les uns contre les autres. Lorsque le développement a lieu dans l'obscurité, la couleur verte ne se manifeste pas ; à côté des plantes déjà nommées, j'ai observé cela dans les germes de *Zea Maïs*, *Cucurbita*, dans les feuilles d'*Allium Cepa*, de *Tulipa*, dans les pousses de *Beta vulgaris*, *Apium graveolens*, *Dahlia variabilis*, *Helianthus tuberosus* <sup>3</sup>. La division du protoplasma en grains a lieu beaucoup plus rapidement à la lumière ; c'est dans l'obscurité qu'il faut l'étudier si l'on en veut suivre toutes les phases. Dans la fig. 40 *A, B, C*, j'ai cherché à donner une idée du développement des grains de chlorophylle pariétaux dans des feuilles étiolées dans l'obscurité (*Dahlia variabilis*). *A* couches supérieures de cellules prises sur une feuille de 4 cent. de longueur ; la pousse ayant 60 à 70 cent. ; la couche de protoplasma jaune et homogène, qui parfois contient le nucleus (*a, b*), commence à se diviser. De faibles protubérances indiquent le commencement des grains ; *B* représente des cellules prises sur une feuille un peu plus âgée de la même pousse ; la division est partout complète, excepté dans la cellule placée à droite en haut ; *C* cellule d'une feuille qui a été exposée quelque temps à la lumière ; les grains de chlorophylle se sont beaucoup agrandis, sont plus serrés les uns contre les autres et sont devenus d'un beau vert ; la formation de l'amidon a commencé, ainsi qu'on le voit en *D* (quelques grains sortis de la cellule). La seule trace de protoplasma visible dans ces cellules est l'utricule primordial qui sépare les grains de chlorophylle de la membrane cellulosique ; sous l'influence de

<sup>1</sup> Le protoplasma s'amasse autour du nucleus, et si c'est là que les grains se forment il est naturel qu'on les y retrouve. En tous cas dans les grains de chlorophylle pariétaux cette relation n'existe pas.

<sup>2</sup> Dans son travail le plus récent il représente toujours la couche pariétale qui doit produire la chlorophylle comme étant déjà verte (Rech. anat. et physiol. sur la germination, Paris, 1864).

<sup>3</sup> J. Sachs, « Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. » Bot. Zeitung, 1862, n° 44. — « Ueber Auflösung des Amylum in den Chlorophyllkörnern. » Bot. Zeitung, 1864, p. 289.

l'alcool, il se contracte, ainsi qu'on le voit en *p*, cellule *K* prise dans le parenchyme inférieur d'une feuille de *Vicia Faba*; *h* est la membrane <sup>1</sup>.

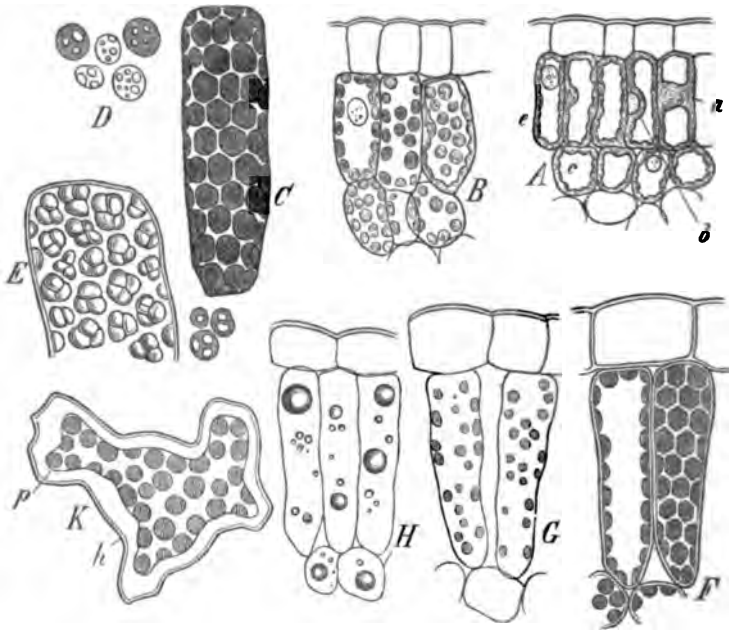


Fig. 40.

Dans les cotylédons de l'*Allium Cepa*, le protoplasma s'amasse autour du nucleus; il est d'abord solide, puis renferme des vacuoles; il se colore en jaune (ou immédiatement en vert, suivant la lumière et la température); de larges filaments s'étendent jusqu'aux parois de la cellule, et c'est là que s'effectue la division en grains, après laquelle il reste encore un réseau de protoplasma mucilagineux <sup>2</sup>.

Le principe colorant jaune qui précède l'apparition du vert peut s'extraire comme celui-ci dans l'alcool; la partie plastique incolore se comporte vis-à-vis des réactifs comme le protoplasma; les grains de chlorophylle jaune ne contiennent jamais d'amidon.

Dans le parenchyme des entre-nœuds de *Peperomia*, Sanio <sup>3</sup> a décrit un mode de développement dans la chlorophylle qui se rapproche en partie de celui qu'a observé Gris, en partie de celui que j'ai vu moi-même dans l'*Allium Cepa*. Le nucleus placé au centre de la cellule est entouré du protoplasma, que des courants mettent en relation avec l'utricule primordial; les jeunes grains de chlorophylle se rencontrent soit autour du nucleus, soit dans les courants de protoplasma; Sanio n'a pas observé leur première période de développement. Au point où il les a vus, ils lui faisaient

<sup>1</sup> Les autres figures sont expliquées dans les paragraphes suivants.

<sup>2</sup> Sachs, « Keimung des Samens von *Allium Cepa*. » *Bot. Zeitung*, 1863, p. 65 et pl. III, fig. 3.

<sup>3</sup> Sanio, *Bot. Zeitung*, 1864, p. 198.

l'effet de molécules de protoplasma groupées autour de certains centres ; ils étaient très-petits, incolores et à contours mal déterminés ; plus tard, ils grossissent, s'accusent davantage et deviennent verts. Le protoplasma se porte peu à peu tout à fait contre les parois de la cellule, et y entraîne le nucleus ; les grains de chlorophylle, d'abord groupés autour de ce dernier, ne tardent pas à se répandre dans toute la cellule. A cette période, où ils sont encore très-petits, ils se multiplient souvent par division, chacun en produisant deux ou trois. On peut observer quelque chose d'analogue dans les poils de Cucurbita Pepo ; de nombreux grains de chlorophylle s'y développent, et nagent dans le protoplasma ; ils s'amoncellent souvent autour du nucleus ; je ne sais s'ils se multiplient par division.

§ 88. *Rôle chimique de la chlorophylle.* Le protoplasma coloré en vert est partout l'organe de l'assimilation, c'est-à-dire qu'aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau et en éliminant de l'oxygène, il crée les substances organiques carbonées. C'est des rayons lumineux qu'il reçoit une partie des forces nécessaires pour vaincre l'affinité de l'oxygène pour le carbone et l'hydrogène. Nous ne connaissons pas le détail des opérations chimiques par lesquelles ces éléments constituent des combinaisons ternaires ; il est probable que tout se passe entre les molécules de la chlorophylle, qui absorbe de l'acide carbonique, peut-être en le condensant, et qui est en même temps baignée d'eau. Dans ces conditions, différentes transformations se succèdent et se terminent par la production d'amidon ou de sucre. Ce dernier, beaucoup moins répandu, paraît remplacer le premier toutes les fois que celui-ci fait défaut. Dans ce que nous connaissons de la production de l'amidon, les points importants sont les suivants : cette substance se produit dans les mêmes circonstances qui favorisent l'élimination de l'oxygène ; son apparition ne dépend point de la présence de principes qui peuvent se transformer en amidon ; quand l'amidon disparaît, il quitte les grains de chlorophylle pour se porter vers des organes à l'état de croissance.

a) Tous les faits connus sont tellement d'accord pour prouver le rôle de la chlorophylle dans l'élimination de l'oxygène, qu'il est étrange qu'on n'ait pas plus tôt mis cette thèse en avant : toutes les cellules isolées, tous les tissus qui renferment de la chlorophylle, remplissent cette fonction ; tous ceux, au contraire, qui ne sont pas verts ne la remplissent pas ; la présence de la chlorophylle est la seule différence appréciable entre les deux ordres de cellules ; les cellules destinées à l'élimination d'oxygène ne peuvent remplir cette fonction que lorsque leur chlorophylle est entièrement constituée.



Peu de données physiologiques sont fondées sur un aussi grand nombre de faits positifs, et peu sont aussi riches en conséquences.

β) J'ai déjà indiqué que la formation de nouvelle substance végétale aux dépens de l'eau, de l'acide carbonique et d'autres combinaisons n'est possible que si une certaine proportion d'oxygène est éliminé; tous les principes élaborés, sans exception, contiennent en effet moins d'oxygène que l'eau et l'acide carbonique. Si nous désignons sous le nom d'assimilation, la transformation des principes nutritifs inorganiques en principes élaborés, la chlorophylle prendra le titre « d'organe d'assimilation » en tant que remplissant la première condition indispensable: l'élimination d'oxygène. Les réactions de principes élaborés les uns sur les autres, la transformation d'amidon en sucre et en graisse, de sucre en cellulose, etc., peuvent s'effectuer dans quelque cellule que ce soit; la création de substance organisée ne peut avoir lieu que dans les cellules à chlorophylle. C'est cette différence qui rend les conditions d'existence des plantes vertes entièrement différentes de celles des plantes sans chlorophylle; c'est encore elle qui met les organes non verts d'une plante à chlorophylle dans la dépendance absolue de ses rameaux feuillés. C'est la première trace de la division physiologique du travail.

γ) La présence très-répendue sinon universelle de grains d'amidon dans la chlorophylle a été découverte par H. von Mohl<sup>1</sup>; ce sujet a été depuis lors repris et étudié par Nægeli<sup>2</sup>, Gris, Böhm<sup>3</sup> et moi-même. Les masses de chlorophylle de certaines algues, qui ne se divisent pas en grains, contiennent cependant de l'amidon.

La théorie de Mulder, d'après laquelle la chlorophylle se formerait aux dépens des grains d'amidon, ne peut reposer que sur une connaissance incomplète des éléments de la question. Mohl l'a déjà combattue en montrant que, dans certains cas (*Conferva glomerata*), la chlorophylle existe longtemps avant l'amidon, et que dans d'autres cas elle n'en contient jamais (épiderme de *Stratiotes aloides*, jeunes feuilles de *Selaginella*); il est malheureusement arrivé aussi à un résultat erroné; il pensait que l'amidon n'a aucune relation avec la chlorophylle (*Veget. Zelle*, p. 205).

Nægeli et Crämer (l. c.) ont très-exactement décrit la formation des grains d'amidon à l'intérieur de la chlorophylle et leur crois-

<sup>1</sup> Unters. über die anat. Verhältnisse des Chlorophylls in «Vermischte Schriften botanischen Inhalts, 1845» *Bot. Zeitung*, 1855.

<sup>2</sup> Nægeli, *Pfl. Physiol. Untersuch.* II Stärkeköerner, p. 398.

<sup>3</sup> Böhm, *Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien*, 1857, Beiträge, etc.

sance ; ils finissent quelquefois par masquer presque entièrement la substance de la chlorophylle <sup>1</sup>. Gris affirme aussi que, dans le plus grand nombre des cas, l'amidon est une production secondaire dans les grains de chlorophylle déjà formés.

Mais je crois avoir été le premier à reconnaître le véritable état des choses et à signaler la production de l'amidon comme une fonction des grains de chlorophylle dépendant de la lumière <sup>2</sup>. Dans mon mémoire « Sur les principes qui fournissent des matériaux à la croissance des cellules <sup>3</sup>, » la manière dont se comporte l'amidon dans le développement des plantes, m'amena à la conclusion que la chlorophylle le crée de toutes pièces, et qu'il passe de là dans les autres organes. Les arguments sur lesquels je m'appuyais, tirés de plantes normales, n'étaient pas absolus ; il me fallait une preuve expérimentale directe. Je l'ai trouvée en 1862 <sup>4</sup>. J'ai montré alors : 1° que les plantes qui germent dans l'obscurité se développent jusqu'à ce que l'amidon ait disparu des différents tissus, à l'exception des stomates ; 2° que les grains jaunes de chlorophylle étiolée ne contiennent aucune trace d'amidon ; 3° des plantes étiolées et entièrement dépourvues d'amidon, exposées à la lumière (à une température suffisante), commencent par verdier ; l'amidon ne fait son apparition que quand les grains de chlorophylle sont bien développés, et il est d'abord exclusivement limité à ces petits organes. Sa quantité augmente peu à peu ; on en trouve d'abord dans les pétioles, puis dans les tiges et enfin jusque dans les jeunes bourgeons, qui recommencent aussitôt à se développer. Si les grains ont germé dans un endroit imparfaitement éclairé (par exemple le fond d'une chambre), les feuilles verdissent bien, mais les grains de chlorophylle ne produisent pas d'amidon. Ces premières expériences ont porté sur le Cucurbita Pepo, sur l'Helianthus annuus, sur le Zea Mais et sur le Phaseolus vulgaris ; je les ai répétées en 1864 sur de jeunes pousses de Dahlia variabilis et d'Helianthus tuberosus.

Ces faits peuvent se résumer ainsi : Des plantes qui, en croissant

<sup>1</sup> Dans la fig. 40 il y a auprès de *E*, trois grains de chlorophylle isolés de *Nicotiana rustica* avec 1, 2, 3 fragments d'amidon ; dans la cellule *E* de la même plante en octobre, les grains d'amidon ne sont plus recouverts que d'une mince couche de chlorophylle.

<sup>2</sup> Il faut ici laisser de côté les grains de chlorophylle anormaux qui, comme dans les pousses de pommes de terre, se développent autour de grains d'amidon préexistants.

<sup>3</sup> Jahrbücher f. Wiss. Botanik, 1862, III.

<sup>4</sup> Sachs, « Ueber den Einfluss des Lichts auf die Bildung des Amylums in den Chlorophyllkörnern. » Bot. Zeitung, 1862, n° 44.

dans l'obscurité, ont épuisé leur provision d'amidon, sont capables d'en produire de nouveau lorsque leur chlorophylle bien verte est exposée assez longtemps à une lumière suffisante. Un certain degré de chaleur est aussi indispensable. Ces conditions de la production de l'amidon sont identiquement les mêmes que celles de l'élimination d'oxygène, c'est-à-dire de la création de substance organique aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau. Cela nous permet de supposer que l'amidon est un des premiers produits de l'assimilation dans la chlorophylle.

Mes expériences de 1864 m'ont conduit au résultat suivant<sup>1</sup>, que Gris avait entrevu en partie : l'amidon que contient la chlorophylle disparaît, comme on pouvait s'y attendre, en deux ou trois jours (en été) dans l'obscurité ; mais ce qui est plus important, c'est que les mêmes grains de chlorophylle exposés de nouveau à la lumière ont la propriété de produire encore une fois de l'amidon ; il ne faut cependant pas que l'expérience se prolonge trop longtemps, parce que les grains de chlorophylle se désorganisent bientôt dans l'obscurité. Ces expériences ont été faites sur des plantes bien feuillées de *Begonia*, *Nicotiana Tabacum*, *Trapæolum majus*, *Geranium peltatum*.

Pour que ces recherches aient quelque valeur, il est urgent de posséder un moyen de déceler la présence des plus faibles traces d'amidon qui échapperaient à la solution d'iode ordinaire. Je commence par laisser les feuilles au soleil dans l'alcool, jusqu'à ce qu'elles soient complètement décolorées ; j'en fais ensuite des coupes extrêmement minces, que je laisse un ou deux jours dans une solution de potasse concentrée ; en chauffant un peu, le même effet est produit en quelques minutes, mais moins parfaitement. Je lave ensuite à grande eau, puis je laisse agir quelques instants de l'acide acétique, et enfin, après avoir lavé de nouveau, j'applique une goutte de la solution d'iode dans la glycérine (brun clair). Par ce moyen, la substance de la chlorophylle est à peu près complètement détruite, et l'on aperçoit les grains d'amidon (considérablement gonflés) sous la forme de corpuscules d'un bleu clair. Cette méthode donne des résultats parfaitement positifs, mais elle demande de l'exercice. Böhm l'a déjà décrite en partie.

Mes premières expériences (*Bot. Zeitg.*, 1862, p. 368) ont été faites de la manière suivante : un nombre assez considérable de graines de même espèce sont plantées dans un vase plein de terre, et celui-ci est placé dans une armoire un peu vaste. Les jeunes plantes sont laissées là jusqu'à ce qu'ayant épuisé toutes les provisions contenues dans les cotylédons ou dans l'endosperme, elles cessent de produire de nouvelles feuilles. Je les

<sup>1</sup> Sachs, « Ueber die Auflösung und Wiedergebilde des Amylums in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung. » *Bot. Zeitung*, 1864, n° 38.

divise alors en trois ou quatre groupes : les unes restent dans l'obscurité ; elles végètent encore quelque temps, puis finissent par dépérir. D'autres sont immédiatement extraites dans l'alcool, afin d'examiner si elles contiennent encore de l'amidon. D'autres enfin sont placées sur une fenêtre, où elles verdissent ; elles sont arrachées et mises dans l'alcool à différentes périodes : dès qu'elles sont vertes, lorsqu'elles ont produit quelques feuilles nouvelles, etc. Dans toutes les parties, feuilles, racines, tiges, bourgeons, je faisais des coupes longitudinales et transversales, les unes d'exemplaires frais, les autres d'exemplaires traités par la méthode que j'ai décrite.

Dans le *Cucurbita Pepo*, la plus grande partie de l'huile grasse que renferment les cotylédons est transformée en amidon et en sucre, et employée pour la croissance des cellules ; elle est entièrement consommée dans l'obscurité, lorsque les cotylédons jaunes ont 2 à 3 cent. de longueur et que la première feuille commence à se montrer. A cette période, les matériaux manquent et le développement s'arrête ; il n'est alors possible de retrouver de l'amidon ni dans les organes les plus jeunes, ni dans ceux qui sont un peu plus âgés ; on n'en aperçoit quelques traces que dans les couches à amidon du parenchyme, qui accompagnent toujours les faisceaux fibro-vasculaires. Si, dans cet état, les plantes sont exposées à la lumière, au bout de cinq ou six jours, la température moyenne étant de 15° R., les feuilles sont entièrement vertes ; les grains de chlorophylle parfaitement constitués ne renferment pas d'amidon ; il ne s'en trouve que dans les couches cellulaires déjà nommées, et plutôt moins qu'auparavant. Les dernières plantes restèrent dix jours sur une fenêtre tournée à l'est ; les cotylédons, la première feuille avaient considérablement grandi ; une seconde se montrait déjà. L'amidon était alors abondant dans la chlorophylle du cotylédon et de la première feuille ; on en trouvait aussi dans les entrenœuds épicotylés et jusque dans les parties les plus jeunes du bourgeon ; il n'y en avait pas trace dans l'axe hypocotylé, ni dans la racine.

Dans l'*Helianthus annuus*, l'huile des cotylédons transformée en amidon est entièrement employée, et le développement s'arrête lorsque les cotylédons sont tout à fait épanouis et que les premières folioles ont 4 à 5<sup>mm</sup> de longueur ; l'axe hypocotylé a 8 à 10 cent. de hauteur. Quelques traces d'amidon se trouvent encore dans la couche à amidon de la nervure médiane des cotylédons. — La plante, exposée alors à la lumière, est entièrement verte au bout de cinq ou six jours, mais ne contient pas encore d'amidon. — Au bout de seize jours, les deux premières feuilles ont 6 cent. de longueur ; la seconde paire est visible. Il y a des grains d'amidon dans la chlorophylle des cotylédons et des feuilles, des entrenœuds épicotylés et jusque dans le parenchyme le plus jeune du bourgeon terminal. — Au bout de vingt et un jours, trois paires de feuilles sont épanouies ; l'amidon est abondant dans tous les grains de chlorophylle, dans les couches spéciales des pétioles, des entrenœuds et jusqu'au point de végétation ; il s'étend également dans l'axe hypocotylé ; les faisceaux fibro-vasculaires sont entourés de couches à amidon qui se prolongent jusque dans la racine.

Les plantes de maïs qui ont germé dans l'obscurité possèdent, au moment où elles cessent de croître, trois feuilles épanouies d'une longueur de 24 cent. L'amidon, qui auparavant était répandu partout, ne se retrouve plus que dans les cellules des stomates et dans la coiffe radicaire.

— Après avoir passé cinq jours sur la fenêtre, ces plantes étaient parfaitement vertes; les grains de chlorophylle avaient un peu grossi et renfermaient, du moins dans les cellules les plus rapprochées de la nervure, quelques traces d'amidon; il n'y en avait pas dans les autres parties de la plante. Au bout de quatorze jours, cinq feuilles en tout étaient épanouies; les racines s'étaient considérablement allongées. L'amidon était abondant non-seulement dans les grains de chlorophylle, mais encore dans les gaines des feuilles, dans la tige et jusque dans le bourgeon. Au bout de six semaines, il avait encore notablement augmenté.

Dans le *Phaseolus vulgaris*, on ne trouve également plus d'amidon lorsque, dans l'obscurité, les cotylédons vides tombent et que la plante cesse de croître. Au bout de huit jours (à la lumière), les feuilles primordiales ont notablement grossi; la première feuille ternée apparaît; l'amidon est déjà abondant dans les grains de chlorophylle, et peut être poursuivi à travers les pétioles jusqu'au bourgeon terminal. On n'en trouve pas encore dans l'axe hypocotylé, ni dans les racines; il n'y arrive que plus tard.

Des expériences analogues montrent que si la lumière est trop faible, comme par exemple au fond d'une chambre, les grains de chlorophylle verdissent bien, mais ne produisent pas d'amidon; après avoir épuisé sa provision de principes élaborés, la plante cesse donc également de croître, et finit par dépérir; dans ces conditions, elle ne contient pas plus d'amidon que lorsqu'elle était tout à fait étiolée<sup>1</sup>.

Mes expériences sur la disparition de l'amidon des grains de chlorophylle placés momentanément dans l'obscurité<sup>2</sup> et sa réapparition à la lumière furent faites de la manière suivante<sup>3</sup>: Trois feuilles de *Begonia* (un hybride à feuilles épaisses, luisantes) furent enveloppées de papier noir, de telle façon qu'un tiers à un quart du limbe se trouvait dans l'obscurité. Au bout de dix jours (en novembre, fenêtre au nord), l'enveloppe d'une feuille fut enlevée; l'espace de 30 cent. carrés était d'un vert un peu plus clair; par-ci par-là les grains de chlorophylle renfermaient encore de l'amidon; mais la plupart n'en avaient plus et leur volume avait diminué de celui qu'avait l'amidon (température 15 à 20° C.).

Au bout de quinze jours, ce fut le tour de la seconde feuille; elle était d'un vert sale feu foncé; les grains de chlorophylle, à contours assez nets, ne contenaient plus d'amidon. La troisième feuille avait été mal enveloppée, et, au bout de vingt-cinq jours, l'amidon avait diminué, mais n'était point encore tout épuisé.

Cette expérience m'ayant montré que l'amidon pouvait disparaître sans endommager les grains de chlorophylle, je supposai immédiatement que ceux-ci devaient être en état d'en produire encore du nouveau. Ma pre-

<sup>1</sup> Il est ainsi facile de se procurer pour certaines recherches des grains de chlorophylle verte sans amidon.

<sup>2</sup> Gris (Ann. des Sc. nat., 1857) avait bien observé la disparition de l'amidon dans l'obscurité, mais ne l'avait pas distinguée de la désorganisation des grains de chlorophylle, et n'avait pas remarqué que ceux-ci mis à temps à la lumière peuvent en produire de nouveau.

<sup>3</sup> Sachs, Bot. Zeitung, 1864, n° 38.

mière expérience, faite dans l'hiver 1863-64, réussit malgré la température peu élevée (10-15° C.), mais demanda beaucoup de temps. Un *Begonia* fut placé le 9 novembre dans un endroit obscur ; au bout de neuf semaines, les feuilles les plus vieilles étaient flétries, mais les autres étaient encore fraîches. Sur les deux feuilles inférieures j'enlevai la moitié du limbe en ménageant la nervure médiane, et je vis qu'il n'y avait plus d'amidon dans la chlorophylle. Je plaçai alors la plante sur une fenêtre sud-est, et je l'y laissai sept semaines. La moitié restante de la feuille la plus âgée avait souffert et ne contenait point d'amidon ; mais dans l'autre, il s'en était développé assez pour qu'on pût le reconnaître sans l'emploi d'aucun réactif, comme c'est ordinairement le cas chez les *Begonia*.

Trois expériences, faites dans l'été de 1864, ont marché beaucoup plus rapidement à cause de la lumière et de la chaleur plus intenses qui favorisaient la destruction et la formation de l'amidon. Le 21 juillet, une plante de *Nicotiana Tabacum* avec 10 feuilles et une de *Geranium peltatum* avec 20 feuilles furent mises en expérience (elles avaient crû en pot sur la fenêtre). Sur chaque plante, le tiers ou la moitié des feuilles 1, 3, 5, 7, 9, etc. fut coupé et mis dans l'alcool. Les plantes furent enfermées dans une armoire parfaitement sombre. — Le 23 juillet, au bout de quarante-huit heures, le reste des feuilles 1, 3, 5, etc. fut aussi coupé et mis dans l'alcool. Le 26, la moitié des feuilles, 2, 4, 6, 8, etc., subit le même sort. Les plantes furent alors replacées sur la fenêtre, et le 31 juillet, au bout de cinq jours, je récoltai le reste des feuilles. Dans l'obscurité, la température avait oscillé entre 20 et 28° C., et à la lumière entre 19 et 26,5° C. — Les feuilles décolorées dans l'alcool furent examinées avec le plus grand soin, et donnèrent les résultats suivants : le 21 juillet, avant le commencement de l'expérience, tous les grains de chlorophylle contenaient de l'amidon en abondance. Au bout de quarante-huit heures, il n'y en avait plus dans les feuilles de *Nicotiana* et de *Trapæolum*, mais les grains de chlorophylle étaient encore en fort bon état ; c'est à peine si ici et là ils commençaient à changer un peu d'aspect. Dans le *Geranium peltatum*, certaines régions de la feuille contenaient encore de l'amidon ; les grains de chlorophylle étaient encore en fort bon état. Le 26 juillet, il n'y avait plus d'amidon dans aucune des trois plantes ; dans la *Nicotiana* et le *Trapæolum*, la chlorophylle était un peu altérée ; les grains n'avaient plus des contours aussi nets ; dans le *Geranium peltatum*, ils avaient encore leur aspect normal<sup>1</sup>.

Le 31 juillet, il y avait de nouveau de l'amidon dans tous les grains de chlorophylle, surtout chez le *Geranium* et la *Nicotiana* ; dans cette dernière, ils étaient déjà si gros que de l'ode sans autre préparation suffisait pour les faire apercevoir. Les grains de chlorophylle avaient de nouveau grossi, et chez le *Trapæolum* et la *Nicotiana*, ils avaient tout à fait repris leur aspect normal, étaient serrés les uns contre les autres et de forme polygonale.

§ 89. *Toutes les plantes ne contiennent pas de l'amidon dans leur chlorophylle. L'amidon semble remplacé quelquefois par des huiles*

<sup>1</sup> Les cellules des stomates contenaient encore de l'amidon.

grasses; un seul auteur a mentionné ce fait. Nægeli<sup>1</sup> a trouvé de l'huile dans les grains de chlorophylle des cellules parenchymateuses de la moelle de *Rhipsalis funalis*. Sous l'épiderme de *Cereus variabilis* se trouvent, suivant le même auteur, plusieurs couches de cellules à grains de chlorophylle pariétaux; ceux-ci, amoncelés autour du nucleus, contiennent chacun 4 à 20 gouttelettes brillantes. Par extraction dans l'alcool absolu, elles disparaissent en même temps que le principe colorant, et à leur place on voit un nombre égal de petites cavités rougeâtres. Il est fort possible que cette huile soit un produit de transformation de l'amidon préexistant. Cette métamorphose n'est point rare dans les plantes et en particulier dans certaines algues; d'après de Bary<sup>2</sup>, chez les *Spirogyra* et les *Zygnema*, les grains d'amidon se dissolvent après la copulation au moment de la maturation du zygospore, et à leur place apparaissent des gouttes d'huile.

Quelquefois mais rarement il ne se développe dans la chlorophylle aucun contenu granuleux; la substance verte reste homogène. D'après Böhm, il en serait ainsi chez le *Lilium Martagon* et l'*Asphodelus luteus*; je l'ai vu positivement chez l'*Allium Cepa*, où il ne se trouve d'amidon que dans les couches parenchymateuses qui entourent les faisceaux fibro-vasculaires; mais tous les organes verts contiennent des quantités de glycose comme je n'en ai vu nulle part ailleurs. Considérant le rôle de ces deux hydrates de carbone dans l'économie de la plante, il est permis de supposer qu'ici la chlorophylle produit directement la glycose au lieu d'amidon; grâce à sa solubilité, elle ne reste naturellement pas confinée aux grains de chlorophylle, mais se répand dans toute la cellule.

Mais c'est toujours l'amidon qui reste le produit normal de la chlorophylle dans l'immense majorité des cas; sa création est la fonction la plus habituelle de cet organe, et est par conséquent l'un des phénomènes les plus importants de l'assimilation.

§ 90. *Mode de production de l'amidon dans la chlorophylle.* Nous pouvons, au moyen du microscope, discerner que dans la substance verte homogène du grain de chlorophylle apparaissent d'abord des granules d'amidon infiniment petits, au nombre de 2, 3 ou davantage. Ils grossissent peu à peu, et à mesure qu'ils se rencontrent, ils se soudent par leur face aplatie; la portion extérieure reste arrondie, et prend plus ou moins la forme du grain de chlorophylle;

<sup>1</sup> Stärkekörner, 400 et 401.

<sup>2</sup> De Bary, Unters. über die Familie der Conjugaten. Leipzig, 1858, 5 à 12.

cette dernière règle subit cependant quelques exceptions<sup>1</sup>. — Autant que des observations encore peu nombreuses nous permettent de l'apprécier, il semble qu'entre les molécules du grain de chlorophylle, de nouvelles molécules se produisent; d'abord dispersées sans aucune règle, elles se groupent peu à peu autour de certains points déterminés, et c'est alors qu'on remarque que les petits granules deviennent visibles. La chlorophylle continuant à produire de l'amidon, de nouvelles molécules viennent incessamment se joindre à celles qui sont déjà groupées, et c'est ainsi que les grains augmentent.

Il est fort possible aussi que les molécules répandues dans la chlorophylle ne soient pas encore de l'amidon, et que, au moment où elles se groupent, une dernière transformation produise cette substance. — Nous ne pouvons pas prouver directement que ces molécules sont créées partout dans le grain; le seul argument en faveur de cette idée est que la substance de la chlorophylle étant parfaitement homogène, on ne comprendrait pas pourquoi elle n'assimilerait que dans les points déterminés où apparaissent les granules d'amidon.

J'ai déjà remarqué que la production de l'amidon est soumise aux mêmes conditions que l'élimination de l'oxygène. Le grain de chlorophylle est destiné à transformer des combinaisons inorganiques très-oxygénées en combinaisons organiques riches en carbone. Il renferme constamment une de ces combinaisons, l'amidon; il est donc naturel de penser que celui-ci est un des premiers produits de l'assimilation, et qu'il dérive directement de l'élimination d'oxygène<sup>2</sup>. — La profonde différence entre l'amidon accumulé dans les graines ou les tubercules et celui qui est produit dans la chlorophylle ressort du simple fait que les tissus qui contiennent le premier sont toujours dans l'obscurité, tandis qu'au contraire le second disparaît dès qu'on le place dans ces mêmes conditions. — Les premières traces d'amidon visibles dans une plante étiolée sont toujours renfermées dans les grains de chlorophylle; il semble qu'à mesure que l'assimilation continue, il se répande de là dans les autres organes. — Pendant toute la période de végétation, certaines couches de parenchyme dans les nervures, dans le pétiole, dans la tige et jusque dans les bourgeons contiennent constamment de l'amidon; c'est évi-

<sup>1</sup> Ueber die abweichende Stärkebildung im Chlorophyll der Zygnemaceen und Desmidiaceen, v. Nägeli, « Stärkekörner, » p. 402.

<sup>2</sup> J. Sachs, Bot. Zeitung, 1862, p. 371.



demment la voie par laquelle ce produit de l'assimilation est amené jusqu'au point où il est employé à la croissance<sup>1</sup>.

Lorsque j'ai dit que l'amidon était un des premiers produits de l'assimilation dans la chlorophylle, je n'ai pas voulu prétendre que les molécules d'eau et d'acide carbonique produisissent directement de l'amidon après l'élimination d'oxygène. Il y a probablement, au contraire, entre ces deux points extrêmes une longue série de modifications et de transformations chimiques compliquées. Il ne serait même pas impossible que quelques-unes des parties constituantes du protoplasma ne trouvassent là leur emploi ; ce fait est d'autant plus vraisemblable que, dans beaucoup de cas, le grain de chlorophylle diminue à mesure que l'amidon augmente, et finit par disparaître entièrement. Ce phénomène, qui rappelle les pseudomorphoses du règne minéral, peut s'expliquer par le fait que, pendant l'élimination de l'oxygène, le radical de l'acide carbonique et les éléments de l'eau agissent sur certaines parties de la chlorophylle ; ces dernières joueraient donc un rôle dans la production de l'amidon, tandis qu'un produit azoté serait éliminé. Mais aussi longtemps que nous ne connaissons pas mieux soit les parties visibles de ce phénomène, soit les qualités chimiques du principe colorant et de la matière plastique de la chlorophylle, soit les relations exactes de cette dernière avec les hydrates de carbone, nous ne pouvons qu'émettre des hypothèses sans rien affirmer de positif.

La quantité d'amidon qui, à un moment donné, se rencontre dans un grain de chlorophylle n'est qu'une partie, une petite partie de ce qui y a déjà été produit ; le reste a été dissous et emmené. Dès que la plante est mise pour un moment seulement dans l'obscurité, l'amidon commence à diminuer, et continue tant que la lumière est insuffisante ; il est d'une nature éminemment instable. Chaque nuit, une partie de l'amidon produit le jour précédent disparaît, et s'il augmente, ce n'est que parce que le premier de ces phénomènes est plus actif que le second. Lorsque les jours sont courts et la lumière faible, il peut être emmené à mesure qu'il est produit ; on ne peut pas, dans ces conditions, affirmer que le grain de chlorophylle ne produit pas d'amidon, mais seulement qu'il en produit peu.

Du mode de production de l'amidon dans les plantes étiolées, de sa distribution graduelle dans tout le végétal, on est nécessairement amené à conclure que tous les organes tirent leur amidon de la chlo-

<sup>1</sup> Jahrbücher für Wiss. Bot., III, 183.

rophyllé. Au moment de la maturation des fruits des plantes monocarpes, ou avant la chute des feuilles, la production d'amidon cesse; ce qui en était resté dans les grains de chlorophylle est à son tour dissous et emmené dans les organes persistants. Là, il disparaît de différentes façons : ou bien il est employé à la croissance, à la formation de la cellulose, ou bien il est transformé en inuline, en sucre, en graisse. Pour mesurer l'activité de la chlorophylle d'une plante, il faudrait faire entrer en ligne de compte toutes ces substances.

Le mode de production de l'amidon que nous avons esquissé, explique pourquoi, dans beaucoup de cas, ses grains n'ont pas de contours bien nets, mais se confondent peu à peu avec la chlorophylle; Nægeli l'a décrit dans les *Chara* (Starkekörner, 398), et Braun dans l'*Hydrodictyon* (Verjüngung, 210). Dans beaucoup de phanérogames, qui cependant en contiennent, il est impossible de le discerner sous forme de grains dans la chlorophylle, malgré la grande différence du pouvoir réfringent dans ces deux substances. Par exemple, dans les feuilles d'*Helianthus tuberosus* on ne peut reconnaître la teinte bleuâtre que l'iode donne à l'amidon que par un emploi très-soigné de la méthode que j'ai décrite; il m'a semblé, dans ce cas, que les molécules d'amidon restaient dispersées entre celles de la chlorophylle, et ne se groupaient jamais.

§ 91. *Dégradation de la chlorophylle.* A certaines périodes de la vie cellulaire et sous l'influence de conditions qui rendent l'assimilation impossible, la chlorophylle subit des modifications plus ou moins profondes, qui peuvent n'atteindre pas seulement sa forme extérieure, mais aussi sa substance elle-même; elle peut, dans certains cas, disparaître entièrement et être emmenée dans d'autres parties de l'organisme. Ailleurs, les modifications ne sont que passagères, et quand les circonstances deviennent plus favorables, elle reprend toutes ses qualités. Le principe colorant est toujours atteint le premier, et de vert qu'il était il devient jaune ou orange. Ne sachant pas si ces modifications amènent une destruction complète de la chlorophylle ou sont seulement l'occasion d'un changement dans son organisation moléculaire, je me borne à les désigner sous le nom de dégradation.

Les spores et les zygosporés verts des algues prennent volontiers, au moment où l'état de repos commence, une teinte rouge qui, dans la végétation, cède de nouveau la place au vert; je ne sais si ces modifications sont limitées au principe colorant, ou si elles atteignent aussi la partie plastique, le protoplasma.

Pendant la maturation des fruits à péricarpe, d'abord verts puis orangés ou rouges, les grains de chlorophylle conservent d'abord

leur forme et leur amidon, tout en changeant de couleur; plus tard, la partie plastique elle-même se divise en granules extrêmement petits (observation de Weiss sur les baies de *Lycium barbarum*, de *Solanum dulcamara* et d'autres Solanées). Ces transformations me paraissent liées avec la mort de la cellule, la disparition du nucleus et la destruction de tout le protoplasma.

Lorsque dans les plantes monocarpes ou vivaces l'assimilation cesse, les feuilles se vident, et toutes les substances utiles qu'elles renferment sont transportées dans les organes persistants. Le nucleus, le protoplasma se dissolvent; les grains de chlorophylle se déforment, les contours perdent de leur netteté, l'amidon disparaît et la couleur change; elle devient d'abord d'un vert jaunâtre, et souvent de larges gouttes d'huile apparaissent. Peu à peu les grains de chlorophylle diminuent, puis disparaissent tout à fait, et il ne reste plus dans la sève que des granules d'un jaune foncé, fortement réfringents<sup>1</sup>; ils finissent souvent par se réunir en grosses gouttes huileuses, et sont évidemment un résidu inutile à la plante. C'est à ces granules que les feuilles automnales doivent leur couleur; ils se rencontrent également dans les feuilles rouges, et nagent alors dans une sève homogène de cette couleur; la transformation est peut-être ici la même que dans les spores et les péricarpes rouges. — Des faits analogues se passent dans les feuilles de plantes qu'on met dans l'obscurité; quelque élevée que soit la température, les cellules se vident; la chlorophylle est dissoute et emmenée, et il ne reste plus que des granules jaunes brillants; d'autres circonstances, telles qu'une sécheresse prolongée, le manque de principes nutritifs, etc., produisent le même résultat. — Dans tous ces cas, les transformations commencent par les feuilles les plus âgées, pour s'étendre peu à peu jusqu'aux plus jeunes; les cellules restent pendant ce temps pleines de sève, mais diminuent de volume. Les feuilles finissent par tomber, et H. von Mohl<sup>2</sup> a décrit la couche de cellules transparentes qui se forme à la base du pétiole et prépare leur chute.

Ce ne sont pas des observations directes qui m'ont montré que, pendant la désorganisation de la chlorophylle, l'amidon et le protoplasma sont dissous et emmenés dans les organes persistants; mais différentes raisons le prouvent suffisamment. D'abord, si la plante détruisait simplement les produits de son assimilation, ce ne

<sup>1</sup> C'est une grande erreur de vouloir comparer ces restes de la chlorophylle désorganisée avec les grains de chlorophylle jaunes étiolés qui se forment dans l'obscurité.

<sup>2</sup> Mohl, Bot. Zeitung, 1860, p. 1, 9, 132, 273.

serait guère d'accord avec tout le reste de son économie ; cela est surtout vrai de la partie plastique azotée de la chlorophylle, qui, même pendant la germination dans l'obscurité, n'est point prodiguée sans ménagement ; tandis que la respiration détruit de grandes quantités de principes élaborés non azotés, elle n'atteint pas les substances azotées ; celles-ci ne diminuent que lorsque la pourriture se manifeste. De plus, si toute ou partie de la chlorophylle se détruisait en automne et n'était pas emmenée dans la tige, des produits gazeux s'échapperaient de la feuille : ce seraient de l'acide carbonique et de l'ammoniaque ; dans les grandes forêts, on n'aurait pas manqué de reconnaître depuis longtemps la présence de ce dernier gaz. Enfin, l'analyse des cendres des feuilles automnales signale la diminution de certains principes qui, tels que la potasse et l'acide phosphorique, ne sont point volatiles ; ce n'est que par la diffusion qu'ils ont pu être emmenés, et d'une cellule à l'autre ils sont probablement arrivés jusque dans la tige ; ils étaient peut-être combinés ou unis intimement avec l'amidon et la partie plastique de la chlorophylle.

Ad. Weiss <sup>1</sup>, ainsi que je l'ai déjà mentionné, a trouvé que, dans les fruits des Solanées, les grains de chlorophylle passent du vert au jaune et à l'orange sans d'abord changer de forme. Cette transformation ne se fait pas simultanément dans toutes les parties de la cellule, mais tous les grains, soit ceux qui sont normaux, soit ceux qui sont enfermés dans une sphère de protoplasma, y sont également soumis. Plus tard, leur forme change : ils prennent une apparence de fuseaux allongés ; et souvent aux deux extrémités se développent des appendices en forme de poils. Finalement ils disparaissent, et l'amidon et le principe colorant orange qu'ils contenaient se dispersent en granules fort petites. La couleur orange peut se former directement dans l'intérieur de petites vésicules de protoplasma (?). Le principe colorant du *Solanum capsicastrum* devient violet sous l'influence de l'acide sulfurique ; l'acide nitrique le décolore en le faisant passer par des teintes bleues verdâtres. L'influence prolongée d'acides (dilués?) le rend brun verdâtre, jaune ou incolore. Les effets sont les mêmes chez le *Solanum pseudocapsicum* ; l'acide sulfurique finit par décolorer en détruisant toute la substance plastique.

La désorganisation et le transport des parties constituantes de la chlorophylle peut se faire en automne de différentes façons, ainsi que je l'ai montré dans mon mémoire : « Die Entleerung der Blätter im Herbst » (*Flora*, 1863, p. 200). *a*) Tout est atteint à la fois ; la couleur des grains change ; ils se déforment, et leur substance plastique disparaît en même temps que l'amidon qu'elle renfermait (*Aesculus*, *Dioscorea* *Batatas*). *b*) La

<sup>1</sup> Weiss, « Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Farbstoffs in den Pflanzenzellen. » *Sitzungsb. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien*, XLIX, 1864.

forme extérieure des grains change la première; l'amidon disparaît et la couleur verte persiste encore un certain temps dans la chlorophylle, réduite maintenant en une masse informe (*Vitis vinifera*). *c*) L'amidon disparaît d'abord; les grains conservent pendant un certain temps leur forme et leur couleur (*Sambucus*, *Populus*, *Robinia*). *d*) Toutes les parties extérieures sont détruites avant l'amidon, lequel ne quitte les cellules que le dernier (*Morus alba*). On ne peut pas affirmer que ces différentes classes soient absolument séparées les unes des autres; les circonstances extérieures peuvent jouer un grand rôle. On ne peut pas toujours reconnaître à l'extérieur si la désorganisation a commencé; dans les cas *b* et *c*, par exemple, des grains de chlorophylle fortement atteints sont encore parfaitement verts.

Pour mieux faire comprendre ces différents phénomènes, je crois devoir citer quelques-unes de mes observations particulières. Toutes ont été faites en automne 1862 d'après la même méthode, c'est-à-dire en choisissant un certain nombre de feuilles, les unes parfaitement vertes, d'autres un peu jaunes, d'autres enfin tout à fait jaunes. Une partie fut examinée sur-le-champ, et le reste après un séjour de vingt à trente jours dans l'alcool. L'amidon fut recherché d'après la méthode indiquée au § 88 appendice — *Aesculus Hippocastanum*, 19 octobre. Dans les feuilles vertes, les grains de chlorophylle pariétaux avaient encore un aspect parfaitement normal, et contenaient beaucoup d'amidon. Dans les feuilles déjà jaunâtres, il y avait de grandes lacunes contre les parois des cellules; les grains perdaient leur forme polygonale, s'arrondissaient et, tout en se rapprochant du milieu de la cellule, changeaient de couleur; quelques-uns commençaient déjà à se résoudre en granules brillants, qui existaient dans la même cellule à côté d'autres grains en bon état; dans certains cas, tous les grains de chlorophylle déformés se réunissaient en une grosse masse verdâtre. Vers la face supérieure du mésophylle, il y avait encore un peu d'amidon; vers la face inférieure, on n'en voyait plus trace. Dans les feuilles tout à fait jaunes, les cellules ne contenaient plus que les granules brillants dont nous avons parlé, répandus dans leur sein sans aucun ordre; il n'y avait plus d'amidon, excepté dans les cellules des stomates, où il s'en trouve toujours, même dans les feuilles tombées. — Chez le *Dioscorea Batatas* les feuilles vertes contenaient encore, le 19 octobre, des grains de chlorophylle d'aspect parfaitement normal avec beaucoup d'amidon; dans les feuilles jaunâtres il y avait encore vers la face supérieure des grains de chlorophylle en assez bon état, mais d'un vert moins gai; vers la face inférieure, la désorganisation était plus avancée, et les grains de chlorophylle présentaient l'aspect de masses informes; il n'y avait presque plus d'amidon; dans les feuilles vertes tout à fait jaunes, chaque grain de chlorophylle se résout en un nombre plus ou moins grand de granules brillants. — *Vitis vinifera*. Le 19 octobre même, dans les feuilles vertes la plupart des grains de chlorophylle avaient perdu leur forme, et étaient réduits en un protoplasma vert et granuleux qui recouvrait les parois des cellules. Il y avait souvent aussi de larges gouttes d'une huile verdâtre; l'amidon avait entièrement disparu. Dans les feuilles jaunâtres, la décoloration était déjà marquée et les gouttes d'huile plus nombreuses; enfin, dans les feuilles tout à fait jaunes, il n'y avait plus que

les granules brillants. — *Sambucus nigra*. Au mois de septembre, il y avait partout de l'amidon dans la chlorophylle; le 18 octobre, il y en avait encore un peu vers la face supérieure des feuilles, plus du tout vers la face inférieure; mais les grains de chlorophylle n'avaient pas encore changé d'aspect. Dans quelques cellules on commençait à voir des gouttes huileuses, qui verdissaient sous l'influence de l'acide sulfurique. Dans les feuilles jaunâtres, certaines cellules contenaient encore des grains de chlorophylle bien conservés; dans d'autres, ils étaient déjà arrondis, séparés les uns des autres, mais encore verts; ailleurs, on ne trouvait plus qu'une substance granuleuse mêlée à des flocons verdâtres; enfin, dans quelques-unes, il n'y avait plus que des granules brillants, les uns jaunes, les autres verts; l'amidon n'avait pas disparu de partout. — *Populus pyramidalis*. Le 27 septembre, les feuilles vertes contenaient des grains de chlorophylle d'un aspect parfaitement normal, mais la plupart sans amidon. Le même jour, des feuilles jaunes déjà tombées contenaient dans le mésophylle des granules brillants d'un jaune intense, irrégulièrement dispersés, mêlés à des gouttes incolores; ici et là il y avait encore quelques traces d'amidon. — *Robinia Pseudo-Acacia*. Les couches supérieures des feuilles contenaient encore en septembre des grains de chlorophylle riches en amidon; le 15 octobre, les grains de chlorophylle verts avaient encore leur forme, mais ne contenaient presque plus d'amidon. Dans des feuilles jaunâtres, certaines cellules avaient des grains de chlorophylle encore en bon état, qui commençaient cependant à se détacher des parois; dans quelques-unes, il y avait déjà des granules jaunes brillants à côté de grosses masses informes et de grains de chlorophylle isolés, plus trace d'amidon; dans les feuilles tout à fait jaunes, il n'y avait plus que des granules brillants. — *Morus alba*. Quelques feuilles bien vertes contenaient encore le 18 octobre des grains de chlorophylle pariétaux; dans beaucoup de cellules, toutefois, la couche pariétale offrait des lacunes; quelques-unes étaient déjà uniformément remplies d'un protoplasma vert, dans lequel étaient répandus des granules jaunes brillants. Dans une même feuille, on pouvait trouver tous les degrés de la dégradation de la chlorophylle encore verte; la décoloration dans l'alcool permettait d'apercevoir partout des traces d'amidon en granules extrêmement fines. Les feuilles jaunes n'offraient d'autres différences que la destruction de la couleur; on trouvait encore de l'amidon jusque dans les cellules qui ne contenaient que les granules brillants. Ce n'est que depuis le 8 novembre qu'il me sembla avoir entièrement disparu.

On trouve une preuve de la thèse émise dans le paragraphe que l'amidon et le protoplasma de la chlorophylle ne sont pas détruits en automne, mais emmenés dans la tige, dans le fait que, à cette époque, les tissus conducteurs sont pleins de ces substances. Les couches parenchymateuses qui environnent les faisceaux fibro-vasculaires dans les nervures petites et grosses, dans les pétioles et dans la tige sont pleines d'amidon, tandis que les cellules du cambium et les cellules criblées charrient en abondance des substances protéiques. Ce n'est qu'au moment de la chute des feuilles que ces principes disparaissent également des tissus conducteurs.

L'apparition de gouttelettes huileuses dans les cellules du mésophylle prêtes à se vider rappelle d'une manière frappante la production analogue

dans les spores des algues à l'état de repos. Dans les deux cas, cette graisse est un produit de transformation de l'amidon, auquel elle succède, et dans les deux cas aussi, elle annonce la destruction des grains de chlorophylle; seulement, dans le premier, elle est emmenée par une conséquence de la division physiologique du travail pour passer l'hiver dans les tissus persistants.

Nous ne pouvons rien dire sur la nature des granules jaunes qui succèdent dans les cellules aux grains de chlorophylle. Leurs caractères chimiques ne sont point connus. Leur principe colorant est soluble dans l'alcool; eux-mêmes sont insolubles dans la potasse, et deviennent incolores dans l'acide sulfurique; mais ces réactions, qui n'ont été observées qu'occasionnellement, demandent à être étudiées plus à fond.

Au commencement de la maturation des fruits chez les plantes monocarpes, leurs feuilles sont le théâtre des mêmes transformations que celles des arbres. *F* (fig. 40, § 87) représente quelques cellules de la face supérieure d'une feuille de *Trapæolum majus* encore parfaitement verte; les grains de chlorophylle sont polygonaux et serrés les uns contre les autres. Au moment où leur destruction commence, ils deviennent peu à peu plus petits, s'arrondissent et perdent leur amidon; à cette période, ils sont encore verts. Plus tard, ils diminuent davantage, se décolorent, s'éloignent de la paroi *G*, et finalement il ne reste plus que des granules brillants mêlés à des gouttes huileuses (*H*).

A. Gris<sup>1</sup> a étudié le premier la dégradation des grains de chlorophylle dans l'obscurité sur le *Sempervivum*, le *Sedum* et l'*Aloes*. Dans toutes ces plantes, la destruction paraît lente, même dans une obscurité absolue et par une température élevée. Les grains de chlorophylle deviennent peu à peu plus petits; ils se décolorent et perdent leur amidon; finalement, il ne reste qu'une substance granuleuse informe. J'ai montré<sup>2</sup> que certaines plantes ont de la chlorophylle remarquablement résistante contre l'influence de l'obscurité (*Cactus speciosus*, *Selaginella*, quelques fougères); au bout de plusieurs mois il y avait encore beaucoup de vert. Pour les plantes qui croissent rapidement, il suffit en été d'un séjour de deux à trois jours dans l'obscurité pour désorganiser complètement la chlorophylle.

Il est intéressant de remarquer qu'une lumière insuffisante produit des effets analogues à ceux de l'obscurité complète. Au fond d'une chambre, par exemple, une plante munie d'une certaine provision de principes élaborés produit des feuilles qui deviennent vertes; en même temps, les feuilles préexistantes jaunissent et la chlorophylle se désorganise (*Trapæolum majus*, *Phaseolus*, *Vicia Faba*, etc.); ainsi, par une lumière insuffisante pour l'assimilation, la chlorophylle peut bien se produire, mais elle ne se conserve pas.

Dans ces conditions, la destruction de la chlorophylle marche d'autant plus rapidement que la température est plus élevée; elle commence par

<sup>1</sup> Gris, Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. des Sc. nat., 1857, chap. III.

<sup>2</sup> Sachs, « Ueber die Auflösung und Wiedergebildeung des Amylums, etc. » Bot. Zeitung, 1864, n° 38.

la disparition de l'amidon <sup>1</sup>. Le volume des grains diminue immédiatement de l'espace qu'occupait cette substance; quelque proportion qu'il y en eût, son départ ne laisse aucun vide; les grains de chlorophylle sont toujours complètement solides. Plus tard, eux-mêmes sont atteints; leur substance, d'abord homogène, devient granuleuse; leurs contours ne sont plus aussi nets, ils s'arrondissent, abandonnent les parois de la cellule et se groupent vers le centre; jusqu'à cette période ils peuvent conserver leur couleur, mais alors ils commencent à pâlir, et diminuent constamment jusqu'à ce qu'il ne reste plus que des granules brillants d'un jaune intense, qui paraissent identiques à ceux qu'on rencontre en automne dans les feuilles; leur principe colorant est soluble dans l'alcool, mais pas leur partie plastique; sous l'influence de l'iode, ils prennent une couleur d'un brun jaunâtre. Chez le *Brassica Napus*, ils étaient insolubles dans la potasse froide, et prenaient, dans l'acide sulfurique concentré, en 4 à 5 minutes, une belle couleur bleue; dans l'acide nitrique ils se décoloraient, mais se gonflaient et prenaient l'apparence de gouttelettes huileuses; l'acide chlorhydrique n'avait pas d'effet marqué.

Des feuilles isolées plongées dans l'eau et maintenues dans l'obscurité, des feuilles ou des parties de feuilles enveloppées de papier noir, deviennent le théâtre des mêmes transformations que les plantes entières.

Les actions chimiques qui sont liées à la dégradation de la chlorophylle, ne sont point connues. Tant que la partie plastique est encore visible dans les cellules, elle offre les réactions caractéristiques du protoplasma. — Le principe colorant rouge ou jaune qui succède souvent au vert, ne peut être qu'un produit de transformation de celui-ci.

§ 92. *Le principe colorant* ne se rencontre jamais isolé de la partie plastique de la chlorophylle; il partage en tout le sort de cette dernière; c'est pourquoi j'ai décrit en même temps leurs modifications respectives. Il ne me reste plus qu'à dire le peu que nous connaissons de sa constitution chimique.

Dans le chapitre sur la lumière, j'ai déjà parlé de l'action qu'exercent sur ce principe colorant les agents extérieurs.

D'après Pfaundler<sup>2</sup>, le principe colorant de la chlorophylle se compose de carbone, d'hydrogène, d'oxygène, de quelques traces de fer (déjà indiqué par Verdeil) et d'azote qui n'est peut-être dû qu'à des impuretés et qui, suivant Pfaundler, ne s'élève qu'à 0,037 %; suivant d'autres chimistes, il y en aurait davantage<sup>3</sup>. Voici les résultats exacts des analyses de Pfaundler :

<sup>1</sup> Dans ce cas, comme lorsque les feuilles se fanent en automne, il reste de l'amidon dans les cellules des stomates.

<sup>2</sup> Ann. der Chem. und Pharm., CXII, 37.

<sup>3</sup> Morot compte dans la chlorophylle 3 % d'azote et 15,38 % d'oxygène (Ann. des Sc. nat., 1849, XIII, p. 231).



	I	II
Carbone . . . . .	60,85	60,82
Hydrogène . . . . .	6,35	6,41
Oxygène . . . . .	32,80	32,77

Suivant Frémy<sup>1</sup>, la couleur verte de la chlorophylle serait due à un mélange de deux combinaisons : une jaune et une bleue, et c'est surtout la composition de cette dernière qu'il serait important de connaître. On les sépare en mélangeant à la solution alcoolique de la chlorophylle deux parties d'éther et une partie d'acide chlorhydrique dilué. Le principe bleu, nommé par Frémy, phyllocyanine, reste dans l'acide, tandis que le jaune, ou phylloxanthine, se dissout dans l'éther. Lorsqu'on rajoute de l'alcool, les deux couches séparées se mélangent et reproduisent la couleur verte. Ces deux substances ont pour l'alumine une affinité particulière, mais peu connue<sup>2</sup>. La phyllocyanine donne, sous l'influence des bases, naissance à une modification jaune, phylloxanthéine de Frémy, qui est soluble dans l'alcool; les acides, et en particulier l'acide chlorhydrique, rétablissent la couleur bleue. Le principe colorant jaune des plantes étiolées dissous par l'alcool et traité par l'éther et l'acide chlorhydrique, se transforme en partie en bleu. Cela concorde avec ce que j'ai indiqué<sup>3</sup>, que le protoplasma jaune avant ou après sa division en grains de chlorophylle prend, sous l'influence de l'acide sulfurique, une teinte verdâtre. — D'après Frémy, les feuilles jaunes, en automne, ne contiendraient plus que de la phylloxanthine, qui serait donc représentée par les granules brillants qui remplissent les cellules à cette période. Cette substance, qui existe déjà avant le verdissement des feuilles et qui persiste après la destruction des grains de chlorophylle, serait la partie la plus stable de celle-ci.

On ne peut pas encore décider si les matières grasses, la cire, la résine même, que toutes les analyses ont signalées dans la chlo-

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat., XIII, 45 et Landwirth. Versuchsstat., cah. VII, 84.

<sup>2</sup> Des recherches que j'ai faites récemment sur ce sujet me portent à croire que ces deux principes colorants n'existent pas réellement dans la chlorophylle; le bleu n'est qu'un produit de transformation né sous l'influence des acides : la couleur verte dériverait directement mais d'une manière inconnue du principe jaune qui est seul constant dans la chlorophylle. Voy. Micheli, « Quelques observations sur la matière colorante de la chlorophylle. » Bibliothèque universelle de Genève (Archives), XXIX, 1 (mai 1867).  
(Le traducteur.)

<sup>3</sup> Lotos (Prague), 1859, p. 6. — D'après L. Phipson (Comptes rendus, XLVII, 1858), les feuilles jaunes en automne verdissent sous l'influence de l'acide sulfurique.

rophyllé, ont vraiment un rôle dans le principe colorant. D'après la méthode d'extraction dans l'alcool, le résidu doit contenir un peu de toutes les parties de la feuille qui sont solubles dans ce réactif. La difficulté qu'on éprouve à les séparer ensuite les unes des autres ne prouve point en faveur de leur union dans la plante. La graisse et la cire viennent sûrement en grande partie de l'épiderme et de la cuticule, et n'ont rien à faire avec la chlorophylle. Une partie des huiles grasses se trouve peut-être toujours mêlée au protoplasma, et enfin celle qu'on rencontre dans les vieilles cellules colorées en vert ou en jaune est probablement un produit de transformation de l'amidon. Ainsi les analyses ne justifient aucune déduction théorique sur les rapports entre les matières grasses, la cire et le principe colorant de la chlorophylle <sup>1</sup>.

Le principe colorant de la chlorophylle semble, dans certains cas, masqué par les substances qui y sont mélangées. D'après Treviranus <sup>2</sup>, le *Batrachospermum moniliforme*, la *Rivularia endiviæfolia* sont dans l'eau douce d'un vert clair, et dans l'eau de mer d'un rouge sale. Il est remarquable, dit Wahleberg, que cette propriété de l'eau de mer de changer le vert en rouge ne s'exerce pas sur les plantes d'un ordre plus élevé, comme la *Zostera* (*Flora Lapponica*, 507). Les algues marines rouges verdissent également dans l'eau douce ou lorsqu'elles sont exposées à l'air; la belle teinte du *Fucus sanguineus* devient un jaune verdâtre sale; celle du *F. plumosus* arrive à un vert plus pur. Le *F. aculeatus* est dans la mer d'un vert olive, et dans l'air d'un vert beaucoup plus vif.

Les granules de couleur bleue ou jaune renfermées dans les enveloppes florales se rapprochent de la chlorophylle en tant que le principe colorant est uni à une substance plastique du groupe du protoplasma. Peu de faits sont connus sur leur formation et leur nature chimique. Voyez Trécul, « Formations vésiculaires dans les cellules végétales » (*Ann. Sc. nat.*, 1858, t. IX et X), et « Anatomische Untersuchung über die Farben der Blüten, » von Hildebrandt (*Jahrb. f. Wiss. Bot.*, III, p. 59).

§ 93. *La substance du protoplasma.* Dans l'état actuel de nos connaissances sur la cellule, le terme protoplasma désigne à la fois plusieurs choses assez différentes les unes des autres. D'un côté, nous nommons ainsi la substance qui se rencontre dans les cellules entièrement formées à côté du nucleus et souvent à côté des grains de chlorophylle. Tantôt elle revêt d'une couche continue la face interne de la membrane cellulaire et s'y meut par un mouvement de rotation, tantôt elle offre la forme d'un réseau dont les fils sont autant

<sup>1</sup> Cela infirme les données d'ailleurs assez incomplètes de Morot, *Ann. des Sc. nat.* 1849, XIII. « Sur la coloration des végétaux. »

<sup>2</sup> Treviranus, *Physiol. der Gewächse*, I, 547.

de courants qui parcourent la cellule (par exemple, dans beaucoup de poils, dans le parenchyme, dans les sacs embryonnaires non fécondés, dans les tubes des Characées, etc.). D'un autre côté, on a récemment appliqué la même expression à la substance qui forme les spores nus des Fucus, les sporanges non fécondés de beaucoup d'algues, de champignons et de cryptogames supérieures, les ovules de certaines phanérogames, les zoospores et le plasmodium des Myxomycètes. Mais dans le développement de ces organismes, il se sépare de leur protoplasma différents principes qui trouvent leur emploi dans son voisinage. Les spores après leur fécondation, les zoospores en entrant dans la période de repos se revêtent d'une couche périphérique de cellulose qui se sépare de la substance préexistante; souvent aussi, c'est le nucleus dont les molécules se groupent vers le centre de la cellule; quelquefois encore des grains de chlorophylle trouvent place dans la cellule; il reste enfin une substance incolore, granuleuse, qui possède toutes les propriétés du premier groupe de protoplasma. Des phénomènes analogues se manifestent dans le plasmodium des Myxomycètes lorsqu'il commence à produire les organes de fructification, ou lorsque, passant à l'état de sclérotie, il se divise en cellules; des nuclei et des membranes cellulosiques se produisent aux dépens du protoplasma. De même encore dans le développement des spores et des tubes polliniques, la cellule primitive renferme les éléments nécessaires à la production d'une membrane et même de grains de chlorophylle. Enfin, les plus jeunes cellules du méristème des racines et des bourgeons sont remplies d'un protoplasma qui, lorsqu'elles se divisent, fournit les matériaux de nouveaux nuclei et de membranes cellulosiques; dans quelques organes, il tient même encore en réserve de quoi produire de la chlorophylle.

Pour arriver à une plus grande précision, il me semble qu'on pourrait réserver le nom de protoplasma à la substance incolore, granuleuse, souvent animée d'un mouvement de circulation ou de rotation et qui ne se rencontre (à l'exception du plasmodium) que dans les cellules bien développées et munies d'un nucleus et d'une membrane. On désignerait sous le nom de *plasma* la substance organique si compliquée qui se rencontre dans les zoospores, les ovules, le contenu des spores et des grains de pollen, et les tissus les plus jeunes de la tige et des racines.

Nous pouvons nous représenter que, dans le plasma primitif, sont répandues des molécules de toutes les substances qui s'en sépare-

ront plus tard. Il est possible qu'elles aient encore besoin d'une dernière transformation chimique pour acquérir leur forme définitive. Ainsi le plasma renferme intimement mélangées des molécules de protoplasma proprement dit, de cellulose, de nucléus et souvent aussi de chlorophylle. A une certaine période de développement, ces molécules entrent en mouvement dans différentes directions; celles qui doivent former le nucléus se rassemblent au centre de la cellule; la cellulose, au contraire, se dirige vers la périphérie, et la chlorophylle se groupe autour de différents points d'attraction. C'est alors que paraît le véritable protoplasma; il ne doit point son existence à une dernière transformation; au contraire, il existait probablement auparavant, mais masqué par toutes les molécules hétérogènes qui s'en sont séparées; il était invisible pour l'observateur. Dans ce mode de conception, le protoplasma jouerait le rôle de substance plastique, qui renferme et d'où sortent les molécules de différentes natures. Cette théorie très-claire concorde bien avec les faits observés; elle permet, en particulier, d'admettre que les substances qui se séparent du protoplasma n'y existent pas depuis longtemps; des transformations chimiques de différentes natures donnent incessamment naissance à leurs molécules.

Notre manière de voir se trouve encore appuyée par des phénomènes contraires à ceux que nous venons de signaler. Lorsque les scléroties de Myxomycètes se résolvent de nouveau en plasmodium, leurs membranes cellulaires se dissolvent, les molécules se répandent de nouveau dans le protoplasma et se mêlent avec lui. Le mélange est moins complet dans les zygospores des Conjuguées; les nucléi, la chlorophylle et le protoplasma de deux cellules se réunissent bien en une seule masse, mais toutes les molécules ne sont pas dispersées; on reconnaît encore fort bien de l'amidon, des matières grasses et de la chlorophylle.

Dans le plasma vert d'Hydrodictyon et d'autres algues, l'amidon se dissout avant la production des gonidies (Braun); dès que le mouvement a cessé, les molécules dispersées se regroupent de nouveau en grains amylicés; d'autres donnent naissance à la membrane cellulaire. Ces faits sont parfaitement conformes à la théorie; pendant la période du mouvement, les molécules d'amidon sont intimement mêlées avec celles du protoplasma. Je m'efforcerai plus bas de démontrer qu'on retrouve des faits parfaitement analogues dans l'absorption d'amidon et de sucre par les bourgeons et la production subséquente de membrane cellulosique.

Lorsque le développement de la cellule est suffisamment avancé, le protoplasma, débarrassé de différents principes qui le masquaient, prend sa forme la plus habituelle, on ne peut cependant pas le regarder comme une substance unique pouvant s'exprimer par une formule chimique. Les matières protéiques en forment bien la base et la partie essentielle, mais il absorbe constamment d'autres principes soit dans la sève, soit à l'extérieur; entre ses molécules, tant que la cellule croît, des transformations chimiques se font jour; la substance ne peut donc jamais être pure ni uniforme. En ce sens, il se rapproche du protoplasma vert de la chlorophylle; de même que ce dernier subit souvent de profondes modifications, tandis que l'amidon se produit, de même aussi le protoplasma proprement dit se transforme à mesure que la cellule vieillit. Ces changements, difficiles à caractériser, sont dus aux actions chimiques dont il est le théâtre.

Les thèses émises dans le paragraphe précédent s'appuient surtout d'observations faites sur des plantes inférieures. Ces phénomènes, qui s'offrent ici sous leur forme la plus simple, servent à expliquer ceux beaucoup plus compliqués qu'on rencontre dans la croissance des germes produits par des graines, des tubercules ou des oignons. Nous reviendrons plus tard sur ce sujet.

Comme je me servirai encore plus tard des exemples que j'ai cités, il est peut-être avantageux d'en étudier quelques-uns d'un peu plus près.

Les spores de *Fucus vesiculosus*, *serratus*, *nodosus*, immédiatement après leur sortie de la cellule mère, consistent, d'après les recherches classiques de Thuret<sup>1</sup>, en une masse sphérique granuleuse, d'un vert olivâtre, dépourvue de toute enveloppe; en les écrasant, on voit qu'ils sont composés d'une substance granuleuse friable (chlorophylle verdâtre) et d'une matière visqueuse incolore, qui rougit sous l'influence du sucre et de l'acide sulfurique. Soumise aux réactifs qui absorbent de l'eau (chlorure de zinc, acide sulfurique), cette dernière substance (protoplasma) se boursouffle; 6 à 7 minutes après le contact des spermatozoïdes, le spore s'enveloppe d'une membrane d'abord très-mince, bientôt plus épaisse. A mesure que la cellule se divise, il se produit de la cellulose.

Il est peu probable que, dans ce cas, les molécules cellulosiques soient produites à mesure par l'assimilation aux dépens de l'eau et de l'acide carbonique; un pareil phénomène serait nécessairement accompagné d'élimination d'oxygène, et ce fait n'aurait pas échappé à Thuret et à d'autres observateurs. Supposez même qu'on admette cette hypothèse pour les zoospores munis de chlorophylle, il en est beaucoup qui en sont dénués, et qui néanmoins passent exactement par les mêmes phases. Les observations de Braun<sup>2</sup> sur l'*Hydrodictyon*, la *Cladophora glomerata*,

<sup>1</sup> Ann. des Sc. nat., 1857, VII, 85.

<sup>2</sup> A. Braun, *Verjüngung*, p. 210.

*Ulothrix*, *Pediastrum*, *Chlamidococcus* montrent très-clairement quelle est l'origine de la cellulose qui apparaît immédiatement après la cessation des mouvements; les grains d'amidon disparaissent partout du plasma vert de la cellule mère avant la division en gonidies, chaque zoospore en prend sa part; les molécules se répandent dans son protoplasma et, après la cessation des mouvements, ressortent sous forme de cellulose.

D'après les anciennes données de Nægeli<sup>1</sup>, le protoplasma mêlé de chlorophylle qui revêt chez les Conferves et les Siphonées la membrane cellulaire peut, par suite d'une lésion de cette dernière, se contracter et s'en séparer; la portion du protoplasma ainsi mise à nu se recouvre immédiatement d'une couche cellulosique qui a pris naissance dans sa propre substance. Si le protoplasma lui-même a été atteint par la lésion, il se sépare en morceaux arrondis qui se recouvrent tous de cellulose.

La cellulose et les nuclei des scléroties de Myxomycètes étaient évidemment déjà contenus sous forme de combinaisons organiques dans le plasmodium, puisque l'absence complète de chlorophylle écarte absolument l'idée d'une assimilation directe. Ils n'y existaient peut-être pas encore sous leur forme définitive; c'est possible, mais pour le moment, nous prétendons seulement démontrer qu'ils en sortent; nous étudierons plus loin la façon dont le protoplasma les produit. — De Bary décrit de la manière suivante les phénomènes qui nous occupent: « Le sporange une fois formé, sa membrane (qui ne paraît pas cellulosique) acquiert son épaisseur définitive; la masse de protoplasma qu'elle renferme a l'apparence d'une substance compacte et uniformément granuleuse; elle est employée à la formation des capillitium et des spores; je la désignerai sous le nom de plasma à spores. Dans les genres qui n'ont jamais de dépôts crayeux, le contenu tout entier du sporange joue ce rôle (excepté dans les *Cribrarium* et les *Dictydium*, chez lesquels les granules colorés que contient le plasmodium se précipitent sur la membrane). Dans les genres munis de dépôts crayeux, les molécules de craie et le pigment coloré se séparent de la masse incolore du protoplasma. Vers la fin de la germination, on voit apparaître dans ce dernier, des nuclei sphériques, incolores, transparents et à contours bien déterminés, chacun desquels renferme souvent un nucléole un peu plus foncé (*Trichia fallax*). Leur nombre augmente rapidement. Bientôt autour de chacun d'eux se groupe une masse de plasma bien déterminée, mais ne résistant pas à l'action de l'eau; ces petites masses prennent une forme sphérique toujours plus régulière; leurs contours s'accusent; finalement, chacune se trouve munie d'une enveloppe délicate incolore, et représente un spore. Le développement est simultané dans toutes les parties du sporange, qui se trouve entièrement rempli de spores serrés les uns contre les autres. Leur développement subséquent se borne à ce que la membrane prend l'épaisseur, la couleur et la structure propre à chaque espèce. Ils ne grossissent généralement pas, mais sont au contraire, au moment de la maturation, légèrement plus petits qu'auparavant. »

Lorsqu'il passe à l'état désigné par de Bary sous le nom de sclérotie (l. c., p. 98), le plasmodium se réduit en une sorte de réseau ou en un

<sup>1</sup> Zeitschrift für Wiss. Bot., v. Schleiden und Nægeli, 1844, p. 90-92.

corps polyédrique à surface raboteuse ; il devient toujours plus solide, et lorsqu'il a à peu près la consistance de la cire, il se divise en une quantité innombrable de cellules de  $\frac{1}{40}$ - $\frac{1}{27}$ <sup>mm</sup> de diamètre ; il finit par être corné et cassant. Ces cellules, d'après Cienkowski<sup>1</sup>, ne contiennent jamais de nucleus, mais les membranes ont toutes les réactions de la cellulose (de Bary, l. c., p. 101). De Bary et Cienkowski ont tous deux observé ces transformations du plasmodium sur le porte-objet, où il était par conséquent hors de portée de toute nourriture organique.

De même que le plasmodium peut tirer de son sein les matériaux de la cellulose, il peut les absorber de nouveau : « Lorsqu'on (de Bary, l. c., p. 102) humecte fortement une sclérotie desséchée à une température convenable, elle se gonfle, se ramollit, et au bout de 10-15 heures, quelquefois un peu plus tard, toutes ses cellules se trouvent réduites en un protoplasma mobile. Pendant cette période, les membranes cellulosiques disparaissent ; d'abord elles sont encore visibles, mais ne peuvent plus se colorer en bleu ; un peu plus tard, leur place est occupée par une gelée amorphe et hyaline ; toute trace de celle-ci disparaît bientôt ; la cellulose est ainsi complètement dissoute. »

Si, dans tous les cas que nous venons d'examiner, le plasma contenait d'avance les matériaux du nucleus et des membranes, il en est bien d'autres où il les reçoit à mesure et les transforme immédiatement. C'est le seul moyen d'expliquer le développement des embryons dans les archéogones des cryptogames supérieures et dans les sacs embryonnaires des phanérogames. La vésicule fécondée ne s'enveloppe pas seulement d'une membrane cellullosique ; elle commence aussitôt à se diviser ; elle produit des centaines de cellules, de nuclei : l'embryon la dépasse très-vite et bien des fois en grandeur ; les matériaux nécessaires ne peuvent être tirés que des environs immédiats. Dans les cryptogames, ils viennent des tissus chargés d'albumine et d'amidon ou d'huile qui entourent l'archégone. Chez les phanérogames, le sac embryonnaire contient des matières sucrées et albumineuses, et les tire lui-même des tissus avoisinants. Dans les deux cas, les matériaux amenés dans l'embryon ne servent pas seulement à la multiplication du protoplasma et des nuclei, mais encore à la production de cellulose. — Je montrerai plus loin que la nutrition du méristème des racines et des bourgeons et celle du cambium offrent des phénomènes analogues.

§ 94. *Origine des matériaux du protoplasma.* Occupons-nous d'abord exclusivement des matières albumineuses qui forment partout la base du protoplasma, et qui doivent augmenter avec lui. Dans beaucoup de cas, leur origine n'est pas douteuse ; le protoplasma du point de végétation des racines, des bourgeons et des pousses de différentes espèces, les tire évidemment des provisions accumulées dans les plantes ; suivant l'organe dont il s'agit, ce sera de

<sup>1</sup> Jahrb. f. Wiss. Bot. III. « Das Plasmodium, » von Cienkowski, p. 426. « Lorsque le plasmodium était coloré, le pigment se trouvait enfermé dans les cellules de la sclérotie et ne se sépare pas comme lors de la formation des spores.

l'endosperme des cotylédons, du parenchyme du tubercule, des enveloppes du bulbe, etc. Suivant l'activité de la croissance, le protoplasma attirera à lui plus ou moins de principes élaborés, et continuera jusqu'à ce que la provision soit entièrement épuisée. Pendant cette période, certaines couches s'étendant du réservoir jusqu'à l'organe qui croît charrient constamment les substances albumineuses. Le protoplasma emploie une partie de ces principes à la formation des nuclei, et une autre partie, plus tard, à la formation de la chlorophylle.

Des phénomènes analogues doivent se rencontrer dans les plantes déjà munies de feuilles qui assimilent; les jeunes cellules des bourgeons, du cambium, de l'extrémité des racines ont constamment besoin de matériaux pour la production de protoplasma, de nuclei et, suivant les cas, de chlorophylle; elles les tirent évidemment d'abord des cellules des faisceaux fibro-vasculaires, qui sont pleines de substances albumineuses et dont on peut suivre les séries depuis les organes les plus âgés jusqu'aux plus jeunes; ainsi encore dans ce cas, le protoplasma reçoit les matériaux nécessaires à sa croissance sous forme de substances protéiques<sup>1</sup>; quant à leur origine, nous ne pouvons pas dire positivement si elles sont produites dans les feuilles et simplement charriées depuis là jusqu'au point de végétation. Mais il ne me paraît pas impossible qu'en dehors des feuilles, il puisse se produire des substances albumineuses par la combinaison de principes élaborés non azotés avec de l'ammoniaque ou de l'acide nitrique. Ce qu'on peut en tous cas affirmer, c'est que le protoplasma des jeunes cellules n'a pas la propriété de produire lui-même des substances protéiques par assimilation aux dépens de combinaisons organiques; cela ne pourrait, en effet, pas se faire sans élimination d'oxygène; il devrait nécessairement recevoir les différents principes de l'union desquels dépend la production de l'albumine sous une forme déjà élaborée. Mais la présence constante de cette substance, dans les cellules à parois minces des faisceaux fibro-vasculaires me porte beaucoup plus à croire que le protoplasma des jeunes cellules tire son albumine toute faite des tissus plus âgés.

<sup>1</sup> J'ai émis toutes ces idées sur l'albumine dans les plantes, dans les travaux suivants: « Keimungsgeschichte der Schminkbohne. » Sitzungsber. der k. Akad. d. Wiss. Wien, 1859, p. 56. — « Mikrochemische Untersuchungen. » Flora, 1862, p. 297. — « Keimungsgeschichten. » Bot. Zeitung, 1862 et 1863. — « Betrachtungen über das Verhalten einiger ass. Stoffe bei dem Wachstum der Pfl. » Zeitsch. Landw. Versuchsstat., cah. XIII, 52.



Les substances protéiques accumulées dans les cotylédons ou dans l'endosperme et destinées à la production de protoplasma se présentent sous la forme d'une masse granuleuse dans laquelle sont noyés des grains d'amidon (Graminées, Phaseolus, Pisum) ou des gouttes huileuses (Allium Cepa, Phoenix)<sup>1</sup>; ailleurs, elles sont renfermées dans des granules assez gros (grains d'aleurone) qui remplissent les cellules des cotylédons ou de l'endosperme. La structure de ces organismes est peu connue<sup>2</sup>; ils contiennent souvent les substances albumineuses sous forme de cristaux dont la structure s'écarte cependant assez, ainsi que Nægeli l'a montré, de celle des cristaux véritables. Ces cristalloïdes sont formés au moins de deux substances de solubilité différente intimement mélangées. Ils sont dissous pendant la germination, et emmenés jusque dans les tissus les plus jeunes comme les substances albumineuses granuleuses<sup>3</sup>; ils servent là à la formation du protoplasma, qui n'a pas d'autre source d'où tirer ses matériaux.

Lorsque le tissu des organes persistants reste succulent pendant la période de repos, comme dans le parenchyme des tubercules de pommes de terre, de bulbes d'Allium, de Tulipa, etc., les substances albumineuses peuvent y revêtir déjà la forme de protoplasma; au moment de l'entrée en végétation, elles sont dissoutes, transportées, jusqu'au point de végétation, où elles sont employées de nouveau à former du protoplasma. Dans les bulbes d'Allium Cepa, les cellules parenchymateuses rapprochées des faisceaux fibro-vasculaires sont complètement pleines de protoplasma; elles se vident au commencement de la deuxième période de végétation. — Cependant les tissus succulents peuvent aussi contenir un précipité cristallin d'albumine; cela se rencontre quelquefois chez les pommes de terre, immédiatement sous la peau. C'est Cohn<sup>4</sup> qui y a découvert des cristaux cubiques parfaitement conformés. — En outre, la sève de ces organes, comme du reste celle de tous les tissus, contient en dissolution une certaine quantité de substances albumineuses.

Nous ne connaissons à peu près rien des modifications chimiques qui accompagnent la dissolution et le transport des substances albumineuses et leur transformation en protoplasma<sup>5</sup>. — Une partie notable de ces principes subit cependant des modifications importantes, ainsi que le prouve l'apparition de l'asparagine; celle-ci se produit sans que la quantité totale de l'azote contenu dans la plante augmente, et doit donc prove-

<sup>1</sup> J. Sachs, « Zur Keimungsgeschichte der Gräser und der Dattel. » Bot. Zeitung, 1862, p. 145 et 241. — « Keimung des Samens von Allium Cepa. » Bot. Zeitung, 1863, p. 57.

<sup>2</sup> Hartig, Bot. Zeitung, 1856, p. 257 et Pflanzenkeim, 1858, p. 108. — Holle, Neues Jahrbuch für Pharm. von Walzer und Winkler, 1858, X, 1 et 1859, XI, 338. — Radlkofer, Krystalle proteinartiger Körper, Leipzig, 1859. — Maschke, Bot. Zeitung, 1859, p. 409.

<sup>3</sup> A. Gris, Recherches anat. et physiol. sur la germination, Paris, 1864.

<sup>4</sup> Ferd. Cohn, 37. Jahresbericht der schlesisch. Gesellsch. für vaterl. Cultur. Breslau, 1859.

<sup>5</sup> Par exemple la légumine de graines desséchées doit au moment de la germination se transformer en albumine.

nir de la transformation d'une partie de l'albumine<sup>1</sup>. Plus tard, sous l'influence de la lumière, elle disparaît souvent de nouveau. — Je ne prétends pas que la production du protoplasma soit la seule fonction des matières albumineuses accumulées dans les réservoirs, mais c'est en tous cas leur plus importante.

§ 95. *Origine des matières protéiques.* Si le protoplasma se forme aux dépens des substances albumineuses préexistantes, il nous reste à voir comment et où celles-ci prennent elles-mêmes naissance. D'ailleurs, il arrive souvent qu'il n'y a pas de provision faite à l'avance, et que l'albumine est produite dans la cellule même où se trouve le protoplasma qu'il s'agit de nourrir.

La première découverte qui est venue jeter quelque lumière sur la profonde obscurité qui enveloppe la production de principes albumineux est due à Pasteur<sup>2</sup>; il a montré que la végétation et la croissance des ferments n'est point liée à la présence d'albumine. Il suffit de leur offrir une combinaison organique non azotée (sucre ou acide vinique) et un nitrate ou un sel d'ammoniaque (avec les autres éléments des cendres). Les cellules du ferment s'accroissent dans un liquide ainsi composé, y produisent du protoplasma; elles ont donc la propriété de créer de l'albumine avec du sucre et un sel azoté. Puisqu'elles ne contiennent pas de chlorophylle, il leur manque la force de produire une combinaison organique aux dépens de l'acide carbonique. Elles ne peuvent qu'unir une combinaison ternaire avec de l'azote pour produire de l'albumine. Comment s'opère cette combinaison? C'est ce que nous ne savons point encore, et ne cherchons pas pour le moment à éclaircir. D'autres cellules incolores, par exemple celles du parenchyme des plantes supérieures, ont-elles la même propriété que les cellules du ferment? Si nous l'admettons, la question des transformations des substances dans les plantes vertes se trouvera extraordinairement simplifiée; les cellules vertes des feuilles produiront, aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau, de l'amidon ou du sucre; ces combinaisons se répandant dans le reste des tissus, s'y rencontreront avec des sels ammoniacaux ou des nitrates et s'y transformeront en albumine. La création de principes ternaires non azotés serait un privilège réservé à la chlorophylle, tandis que tous les tissus indistinctement pourraient combiner les hydrates de carbone avec l'azote en albumine. Les cellules à chlorophylle elles-mêmes ne sont point privées de cette der-

<sup>1</sup> Comp. Boussingault, Comptes rendus, 1864, LVIII, 917.

<sup>2</sup> Cité par de Bary, Flora, 1863, p. 9.

nière propriété, ainsi que le prouve la végétation et la croissance de Protococcacées, des Conferves, des Conjuguées dans l'eau distillée contenant seulement, outre les éléments des cendres, un nitrate ou un sel ammoniacal; leur chlorophylle produit de l'amidon, dont une partie est transformée en albumine par sa combinaison avec de l'azote. Il n'est pas sans intérêt de comparer ces conclusions avec celles auxquelles est arrivé Rochleder par une tout autre voie. « Il est très-facile, » dit cet auteur <sup>1</sup>, « de créer des combinaisons azotées au moyen d'une substance organique non azotée et d'ammoniaque. Il ne s'agit pas seulement ici des sels ammoniacaux d'acides organiques, mais de combinaisons azotées qui ne contiennent pas d'ammoniaque. Il est plus que probable que les plantes produisent leurs parties azotées aux dépens de principes élaborés ternaires et des éléments de l'ammoniaque; ces derniers leur arrivent directement ou sous forme de nitrates. Les principes azotés du règne végétal appartiennent donc à une période de végétation plus tardive que les principes sans azote qui servent à leur formation. » Plus loin, il suppose que les radicaux d'alcool, d'acides gras compliqués servent à la formation des atomes complexes de l'albumine; cette idée n'empêche point d'attribuer un rôle aux hydrates de carbone, dont les relations avec les substances grasses sont nombreuses.

Il faut enfin remarquer, en terminant, que les nouvelles molécules albumineuses sont probablement toujours confinées entre les molécules du protoplasma. Si la sève était le théâtre de cette opération chimique, on ne comprendrait pas pourquoi elle ne se reproduirait pas dans tout liquide composé comme la sève. On admet généralement que le protoplasma est le siège véritable de la vie végétale, et que c'est là la cause de la différence qui existe entre les opérations chimiques exécutées dans une cellule et celles qui ont pour théâtre un récipient artificiel; on doit donc s'attendre à ce que les transformations chimiques dont le protoplasma est le théâtre s'exécuteront dans son intérieur entre ses propres molécules, et non pas seulement dans son voisinage. De même que la chlorophylle, c'est-à-dire le protoplasma vert, produit de l'amidon sous l'influence de la lumière, de même aussi le protoplasma incolore produit de l'albumine aux dépens de l'amidon et des sels ammoniacaux (sans influence de la lumière).

<sup>1</sup> Chemie und Physiol. der Pfl., Heidelberg, 1858, p. 117.

Kékulé<sup>1</sup> donne les renseignements suivants sur les relations des hydrates de carbone avec les matières albuminoïdes : Hunt a déjà montré, en 1848, que la gélatine des os a à peu près la composition d'un amide d'hydrate de carbone :  $C_6H_{11}O_6 + 2NH^3 = C^6H^{10}N^2O^2 + 4H^2O$ . On peut en même temps, de la gélatine et d'autres matières analogues, extraire du sucre. « Les expériences faites jusqu'à présent montrent toutes que les différents hydrates de carbone, chauffés pendant un certain temps en présence de gaz ammoniacque ou d'une solution concentrée d'ammoniaque, produisent avec élimination de l'eau, des substances azotées; si l'opération n'a pas été faite à une température trop élevée, le produit offre toujours une certaine analogie avec la gélatine. En 1856, Davart a obtenu, en chauffant longtemps à 150°, du sucre de raisin, du sucre de lait ou de l'amidon avec une solution ammoniacale, une combinaison azotée précipitée par l'alcool en filaments visqueux; l'acide tannique la rend insoluble et imputrescible. Elle contenait jusqu'à 14 % d'azote. En 1861, Stützenberg obtint des résultats analogues. En chauffant pendant 168 heures, la dextrine se transforma en une combinaison amorphe, soluble dans l'eau, qui contenait 11 % d'azote, et qui était précipitée par l'acide tannique. »

En terminant l'étude du groupe du protoplasma et avant de commencer celle de la cellulose, je citerai une remarque de Liebig qui est d'une autorité incontestable, et qui concorde parfaitement avec tout ce que j'ai dit et avec tout ce que je dirai plus loin. « Les opérations chimiques dont la plante est le théâtre ne produisent, » dit-il<sup>2</sup>, « aux dépens des matériaux inorganiques (acide carbonique, eau, ammoniaque, acide phosphorique, acide sulfurique, alcalis, terres alcalines, etc.) qu'une seule combinaison azotée et sulfurée du groupe de l'albumine et une seule combinaison non azotée du groupe des hydrates de carbone; la première conserve son caractère pendant toute la durée de la végétation; la seconde se transforme en une gomme insipide (?), en cellulose ou en sucre; suivant sa position, elle devient partie intégrante des feuilles ou des racines. »

## b. Les matériaux de la cellulose.

§ 96. *La cellulose dérive du protoplasma.* Toute l'histoire du développement anatomique tend à démontrer que la cellulose est un produit secondaire vis-à-vis du protoplasma, qu'elle se sépare de lui. Ce rapport peut être l'expression d'opérations chimiques très-différentes, et comme il n'est pas possible de suivre à l'œil nu les molécules de la cellulose pendant leurs transformations successives, on est facilement amené à des conclusions erronées.

Il est cependant une hypothèse que nous pouvons écarter de prime abord : c'est celle qui suppose que les molécules de cellulose

<sup>1</sup> Kékulé, *Lehrb. der org. Chemie*, II, 356.

<sup>2</sup> *Annalen der Chemie und Pharmacie*, 1864, Band CXXI, 177.

sont directement produites dans le protoplasma d'où elles sortent, aux dépens de l'acide carbonique et de l'eau ; cette opération serait nécessairement accompagnée d'élimination d'oxygène, et ne pourrait par conséquent s'accomplir que dans le protoplasma vert de la chlorophylle sous l'influence de la lumière. L'observation directe montre que, dans l'immense majorité des cas, la cellulose est produite par du protoplasma incolore plongé dans l'obscurité ; cette fonction du protoplasma ne dépend point immédiatement de l'élimination d'oxygène. Il faut donc nécessairement que la substance qui devient cellulose, arrive dans le protoplasma sous forme de principe élaboré (combinaison assimilée) ; quelle est donc la nature de celui-ci ? On pourrait supposer qu'il provient d'une scission des molécules albuminoïdes du protoplasma ; cette hypothèse ne s'appuie sur aucun fait ; tout l'azote de l'albumine resterait dans une combinaison particulière qui serait d'autant plus abondante dans la plante, que celle-ci aurait produit plus de cellulose ; jamais on n'a rien observé de semblable. Laissant donc de côté cette idée, dont les conséquences sont trop difficiles à admettre, nous nous trouvons en face de deux cas possibles : 1° Entre les molécules du protoplasma sont répandues d'autres molécules, qui offrent déjà tous les caractères de la cellulose et qui, dès qu'elles en sont séparées, se groupent en une membrane. L'observation directe ne confirme en rien cette manière de voir ; jamais aucune réaction n'est venue trahir la présence de molécules cellulosiques dans le protoplasma. 2° Il ne nous reste donc plus qu'à admettre que le protoplasma renferme des molécules qui, sans être encore de la cellulose, ont une plus ou moins grande relation avec cette substance. De pareilles combinaisons sont fréquentes dans la plante ; l'amidon, les sucres, l'inuline offrent tous les caractères désirables ; les graisses elles-mêmes jouent aussi un rôle, au moins médiatement. L'hypothèse que ces substances se dissolvent dans le protoplasma et s'y transforment en cellulose, fait comprendre bien des faits de l'économie intérieure des plantes, et ne se trouve en contradiction avec aucun. Elle s'appuie sur le principe que le semblable dérive toujours du semblable ; elle explique l'apparition, la disparition et la réapparition de différents principes pendant le développement des organes ; elle rend compte enfin de la division physiologique du travail dans les plantes, en montrant comment certaines cellules ont la propriété de créer ces différents principes, tandis que d'autres les transforment en cellulose.

§ 97. *L'amidon, le sucre, l'inuline et les graisses sont les matériaux*

*au moyen desquels le protoplasma crée la cellulose* <sup>1</sup>. Laissons pour le moment de côté les objections que la chimie théorique adresse à cette thèse. En ne nous occupant que des rapports de ces substances avec le développement de la plante, nous nous trouvons en face d'une foule de phénomènes qui rencontrent en elle leur explication la plus naturelle. Les principes accumulés dans les cotylédons, l'endosperme, les tubercules, les bulbes, etc., suffisent au développement d'un certain nombre d'organes auxquels ils fournissent les matériaux nécessaires à leur croissance. Tant que durent ces provisions, la plante n'a besoin que d'absorber de l'oxygène et de l'hydrogène, et point encore de créer par assimilation de la matière organique. Dans ces réservoirs, on rencontre toujours des combinaisons de deux sortes : 1° une matière qui sert à la production du protoplasma, des nuclei et de la chlorophylle ; 2° de l'amidon, du sucre, de l'inuline, de la graisse, ou bien deux ou trois de ces principes simultanément ; ils disparaissent entièrement de l'intérieur de la plante pendant le développement des nouveaux organes. Les membranes cellulosiques des nouvelles cellules sont d'autant plus développées qu'une plus grande quantité de ces substances a été détruite ; n'est-il donc pas bien naturel de penser que ce sont elles qui ont fourni les matériaux de la cellulose, auxquels d'ailleurs on ne saurait pas quelle autre source attribuer ? Ce sont les cellules isolées qui nous fournissent les exemples les plus clairs à cet égard ; les spores des Cryptogames contiennent toujours une huile grasse, de l'amidon ou les deux ensemble, qui disparaissent à mesure que s'allonge le tube germinatif, c'est-à-dire à mesure que la membrane cellulösique augmente. Les grains de pollen se comportent de la même façon, avec cette complication toutefois qu'ils rencontrent des principes nutritifs en pénétrant dans le style. Il y a longtemps déjà que Mohl a remarqué que la disparition de l'amidon dans les fruits des hépatiques, coïncide avec le développement des élatères. Dans les algues vertes, l'amidon se dissout dans le plasma vert un peu avant que celui-ci ne se divise

<sup>1</sup> Je laisse dans ce paragraphe la dextrine de côté, parce que son existence dans les cellules vivantes est on ne peut plus hypothétique. Des morceaux de tissus frais, baignés dans une solution de vitriol de cuivre et chauffés avec de la potasse, produisent de grandes quantités d'oxidule de cuivre rouge. Ils perdent cette qualité par extraction de l'alcool à 96°. La dextrine qui peut être l'agent réducteur est insoluble dans l'alcool aussi fort ; ce n'est donc pas elle qui produisait la réaction, ce doit être un glycose. Si la dextrine n'agit pas comme agent réducteur, nous n'avons aucun moyen de constater sa présence dans la cellule. (Voy. Sachs, « Mikrochemische Untersuchungen, » in Flora, 1862, n° 19.)

en gonidies; il sert évidemment à la production de la membrane cellulaire, qui apparaît aussitôt après la fin de la période de mouvement. Toutes les graines contiennent de l'amidon ou de la graisse, qui disparaissent à mesure que se forment les membranes du germe; au moyen des réactions microchimiques, on peut suivre ces substances dans certaines couches de cellules jusqu'aux bourgeons et à la racine; elles s'y accumulent momentanément, et disparaissent dès que les membranes ont revêtu leur structure définitive. L'amidon disparaît dans les mêmes conditions, des tubercules de pommes de terre. Au moment de l'épanouissement des bourgeons des arbres, l'amidon contenu dans le bois et l'écorce disparaît aussi. Dans les betteraves, c'est le sucre qui, amoncelé dans le parenchyme, disparaît au commencement de la seconde période de végétation, lorsque les premières feuilles s'épanouissent. La glycose des bulbes d'*Allium Cepa*, l'inuline des tubercules de *Dahlia* et d'*Helianthus tuberosus* subissent le même sort <sup>1</sup>.

Il est parfaitement indifférent que les matériaux destinés à la production des membranes cellulaires se rencontrent sous la forme d'hydrate de carbone ou de graisses. Par exemple, chez l'*Helianthus tuberosus* et chez le *Dahlia*, le germe se développe aux dépens de l'huile grasse répandue dans les cotylédons, tandis que les rejetons des tubercules n'y rencontrent que de l'inuline. Chez la betterave, l'endosperme est de nature amylacée, tandis que les racines hivernées ne renferment que du sucre de canne. Les membranes cellulaires du germe de l'*Allium Cepa* dérivent de la graisse emmagasinée dans l'endosperme; les feuilles de la seconde période de végétation se développent aux dépens de la glycose du bulbe.

La parfaite équivalence physiologique de l'amidon, du sucre, de l'inuline et des matières grasses ressort d'une manière encore plus évidente de la facilité avec laquelle ces substances se remplacent mutuellement pendant le développement des tissus. Elles semblent n'être au fond que les différentes formes que revêt une seule et même matière. Toutes ont en particulier la faculté de se transformer très-facilement en glycose, et celle-ci forme en quelque sorte le trait d'union de cette chaîne de métamorphoses <sup>2</sup>. Il est enfin im-

<sup>1</sup> Toutes ces données sont tirées de mes mémoires: « Ueber die Stoffe, welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern. » (Jahrb. für wissenschaft. Bot., III, 183.) — « Mikrochemische Unters. » (Flora, 1862, n° 19.) — « Keimungsgeschichten der Schminkbohne, der Gräser, der Dattel, von *Allium Cepa*, » déjà cités; quelques-unes sont dues à des recherches nouvelles.

<sup>2</sup> Aussi est-il impossible d'obtenir une vue un peu complète de ces phénomènes si

portant de remarquer que l'amidon, qui, par ses propriétés physiques et chimiques, se rapproche extraordinairement de la cellulose, se rencontre toujours dans les tissus à l'état de développement; il semble que toutes les substances que nous avons énumérées doivent passer à l'état d'amidon avant de devenir de la cellulose.

Quelques exemples feront mieux comprendre les idées que je viens d'énoncer. Pendant la germination de toutes les graines huileuses connues, le parenchyme des parties du germe qui s'allongent, se remplit de glycose. On y rencontre en même temps ou même un peu auparavant de l'amidon en grains extrêmement fins; ces deux substances disparaissent dès que l'organe a acquis sa longueur définitive. La production d'amidon est dans certains cas très-faible (*Helianthus annuus*), mais on peut cependant toujours la constater. C'est un fait si général qu'on peut même, suivant Mohl, le reconnaître dans l'endosperme du ricin, qui s'accroît un peu pendant la germination pour être plus tard rejeté. On rencontre également de l'amidon et du sucre dans les différentes parties de la tige et des racines à mesure qu'elles commencent à s'allonger. Dès qu'elles ont acquis leurs dimensions définitives, ces substances disparaissent jusqu'au moment où certaines couches s'en remplissent de nouveau et les transmettent à des organes plus jeunes. Dans les pousses de certains tubercules, c'est tantôt l'inuline et tantôt le sucre de canne qui produisent l'amidon; celui-ci disparaît toujours sous forme de glycose lorsque les membranes sont formées.

La germination de la datte nous fournit un exemple tout particulièrement instructif: la provision de nourriture destinée au germe consiste (outre les matières albumineuses et un peu de graisse) dans l'épaississement des membranes cellulaires de l'endosperme; le suçoir du cotylédon les absorbe. Cette cellulose se retrouve dans le suçoir, jusqu'au bourgeon et à la radicule sous forme de glycose, qui elle-même cède la place à de l'amidon dans les portions de la racine et de la feuille primordiale qui s'accroissent. Au moment de l'allongement des cellules, ce dernier redevient glycose; lorsque la croissance du germe touche à son terme, amidon et glycose ont également disparu, et il ne reste plus que des membranes cellulodiques.

Les mêmes lois sont en vigueur dans les graines amylacées des différentes sortes de fèves, des pois, des graminées, etc. L'amidon, accumulé en grosses granules dans l'endosperme ou les cotylédons,

l'on ne cherche à faire ressortir par des réactions microchimiques, la glycose et le sucre de canne qui se trouvent à côté de l'amidon.



se transforme d'abord en cellulose ; il reparait en granules amyliques extrêmement fines dans le parenchyme du germe qui ne s'est pas encore développé ; et enfin dans toutes les parties qui s'accroissent, il redevient sucre, puis disparaît. Ces transformations se répètent successivement dans toutes les parties du germe, et en même temps l'amidon diminue de plus en plus dans les organes où il était d'abord accumulé.

Les mêmes rapports existent entre ces différentes substances pendant toute la durée de la végétation, pendant la production des fleurs, des fruits, des tubercules et autres organes persistants.

Lorsque les provisions de principes élaborés sont entièrement épuisées, ce sont les feuilles qui prennent le rôle des organes persistants ; c'est de leurs tissus que sortent l'amidon, la glycose, etc., qu'on peut poursuivre jusqu'aux points de végétation de la tige et de la racine. Que les parties les plus âgées de la tige soient riches ou pauvres en amidon, on en retrouve toujours en abondance dans le parenchyme des bourgeons et dans les jeunes feuilles. Il en disparaît à mesure que celles-ci s'allongent. Cette loi peut être considérée comme très-générale ; peut-être même ne souffre-t-elle pas d'exception. Il est facile de trouver l'application de ces règles dans le développement des différentes parties de la fleur, des péricarpes et des graines. Par exemple, avant la floraison du *Trapæolum majus*, les jeunes sépales et les jeunes pétales sont remplis d'amidon qui disparaît entièrement après l'épanouissement. Il en est de même dans les filaments des étamines ; dans les anthères, c'est surtout la couche des cellules spirales qui est riche en amidon ; celui-ci disparaît un peu avant l'ouverture de l'anthère ; ces cellules, dont le diamètre n'était d'abord que de 8 à 9 micromillimètres, mesurent alors 36 à 40 microm.

La disparition de l'amidon est particulièrement facile à constater dans les organes floraux non persistants qui ne servent pas plus tard de moyen de transport pour en amener à des parties plus jeunes. Quelques exemples me feront mieux comprendre. Dans l'*Arum maculatum*, l'amidon est amené du rhizôme au bouton par l'intermédiaire de la hampe, dont les cellules en sont pleines. Tant que la spathe, longue de 6 cent. environ, est encore cachée parmi les feuilles, son parenchyme regorge d'amidon ; elle continue à en recevoir pendant un certain temps, et lorsque, longue de 12 cent., elle s'élève librement hors des feuilles, elle en contient encore passablement. Il ne disparaît entièrement qu'au moment de l'épanouissement de la

spathe, dont les cellules ont alors acquis leur développement définitif. Les différentes parties de la fleur du *Hyacinthus orientalis*, encore enfermée dans le bulbe, sont remplies d'amidon en granules très-fines; il y arrive par l'intérieur de la hampe et des pédoncules. Au moment de l'épanouissement de la fleur, on n'en trouve plus de traces. La tulipe offre des phénomènes parfaitement analogues. Dans les différents cas que je viens d'énumérer, on ne trouve, après la disparition de l'amidon, pas trace de glycose; tout a été employé à la production de la cellulose. Il n'en est pas toujours ainsi: dans le *Cucurbita Pepo* et le *Solanum tuberosum*, une partie de l'amidon qui arrive à la fleur se transforme toujours en glycose.

Souvent ce n'est pas dans la cellule même où se produit la cellulose que se rencontre l'amidon, mais dans une couche voisine. C'est ainsi que la coiffe radiculaire contient toujours de l'amidon destiné évidemment à la nourriture des jeunes cellules du point de végétation. Pendant le développement des cellules ligneuses de l'endocarpe et du testa du *Ricinus communis*, on n'y trouve pas d'amidon, seulement un peu de glycose. L'amidon se trouve dans une couche voisine qui en contient jusqu'au moment de la maturité de la graine, et le reçoit évidemment par le pédoncule. Il en est souvent de même avec le sac embryonnaire après la fécondation; les cellules qui l'environnent, et qui elles-mêmes ne s'accroissent pas ou presque pas, reçoivent continuellement de l'amidon par l'ombilic. Jamais les éléments des faisceaux fibro-vasculaires, les cellules criblées, etc. ne contiennent de l'amidon; mais pendant leur période de croissance, il s'en trouve toujours dans les portions avoisinantes de la moelle et de l'écorce. (Lorsque les cellules ligneuses contiennent de l'amidon, ce n'est qu'après leur évolution complète et à titre de provision.)

Ce n'est point la totalité des hydrates de carbone et des matières grasses accumulées dans différentes parties de la plante qui sert à la production de la cellulose. Le mode de germination des graines suffit à lui seul pour prouver ce fait. Ainsi que je l'ai déjà indiqué dans mon chapitre sur la respiration, une proportion variable des principes non azotés est toujours brûlée pendant la germination, et sert à produire de l'eau et de l'acide carbonique; le même phénomène accompagne sans aucun doute le développement des bourgeons et des fleurs et la maturation des fruits. Une autre partie des principes non azotés passe dans de nouvelles combinaisons qui, bien que restant dans la plante, n'ont rien à faire avec la production de

cellulose; c'est ainsi que se produisent le tanin, la gomme, les huiles étherées et d'autres substances moins connues, généralement désignées sous le nom d'excrétions. L'origine de toutes ces combinaisons ne peut être que dans les principes non azotés, puisque pendant toute la durée de la germination, les principes azotés diminuent à peine. C'est ainsi que s'explique le fait qu'une proportion souvent relativement faible de l'amidon, du sucre, de l'inuline, etc. accumulés dans les tissus, sert à la production de cellulose<sup>1</sup>.

L'analyse microchimique la plus attentive n'est jamais arrivée à découvrir la moindre trace d'amidon ou de sucre, dans les tissus tout à fait jeunes dans lesquels les cellules se divisent encore activement. Ces substances ne se rencontrent que dans les portions un peu plus âgées où les cellules commencent déjà à s'allonger. Le protoplasma, qui semble remplir exclusivement les parties les plus jeunes, tire les hydrates de carbone dont il a besoin pour sa division des cellules voisines; il n'en emploie que très-peu à la fois, et ces substances peuvent fort bien être intimement mélangées avec lui, ainsi que je l'ai indiqué au paragraphe précédent.

L'amidon, le sucre, la graisse, etc., que nous apercevons dans les cellules à la seconde période de leur existence ne doivent être considérés que comme du superflu; les parties immédiatement employées par le protoplasma à la production de cellulose sont intimement mélangées avec lui et invisibles pour nous. Il tire à mesure de cette espèce de provision que renferme la sève de la cellule, les matériaux que réclame la croissance des parois, et il finit par les employer entièrement. Le cas le plus simple (mais qui semble ne se réaliser presque jamais) serait donc celui où ces principes n'arriveraient dans la cellule qu'à mesure qu'ils seraient utilisés par le protoplasma; nous ne pourrions alors jamais y découvrir leur présence.

Ce ne sont jusqu'à présent que des déductions purement physiologiques qui nous ont prouvé (d'une manière satisfaisante, il est vrai) les rapports qui existent entre les hydrates de carbone, les graisses et le développement des membranes cellulaires. La chimie théorique ne peut encore appuyer cette thèse que par des hypothèses et des analogies<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Voyez le paragraphe suivant.

<sup>2</sup> Voici quelles sont, d'après Kékulé, les formules de ces combinaisons :

1<sup>er</sup> groupe: *Glycoses*.

$C_6 H_{12} O_6$ : Sucre de raisin (dextrose).  
Sucre de fruit (levulose).

Il n'est guère possible de prouver par voie purement chimique la transformation de l'amidon en cellulose, puisque la composition de ces deux substances est parfaitement la même; les recherches approfondies de Nægeli sur ce sujet permettent cependant de considérer l'amidon comme une forme provisoire et transitoire de la cellulose. La molécule d'amidon, lorsqu'elle se dissout dans le protoplasma, ne subit probablement aucune modification chimique importante. On ne pourrait pas s'expliquer pourquoi une substance aussi répandue dans l'intérieur de la plante, possédant presque toutes les qualités de la cellulose et servant évidemment à la production de celle-ci<sup>1</sup>, subirait au dernier moment une transformation qui ne ferait que l'éloigner de son but final. Tout se réunit donc pour nous faire supposer que les molécules d'amidon se désagrègent dans le protoplasma, mais n'y changent pas de nature. Partant de l'intérieur de l'utricule primordial (sève), elles viennent se grouper à sa surface extérieure sous forme de membrane. Vouloir supposer que la cellulose se forme de toutes pièces (aux dépens des principes alimentaires) dans le protoplasma, entraînerait des complications aussi inutiles que peu probables. La question me paraît, de la manière que nous avons indiquée, résolue d'une façon simple et satisfaisante.

Quant à la glycose et au sucre de canne, il n'est pas invraisemblable que, dans le plus grand nombre des cas, ils se transforment

2<sup>me</sup> groupe.

$C_{12} H_{22} O_{11}$ : Sucre de canne (Saccharose).

Melitose.

Trehalose (mycose), etc.

3<sup>me</sup> groupe.

$C_6 H_{10} O_5$ : Dextrine.

Arabine, bassorine.

Glycogène.

Amidon.

Inuline (lichenine, paramylon).

Cellulose.

Il faut encore réunir au groupe des glycoses : la sorbine et l'eucaline, qui ne sont pas fermentescibles. Kékulé, *Lehrb. der organischen Chemie*, II, 330-331.

<sup>1</sup> Déjà en 1840, Payen avait entrevu le rôle de l'amidon dans la production de la cellulose. Il écrivait (*Ann. des Sc. nat.*, 1840, XIV, 84) : « Le principe immédiat constituant les membranes végétales se rencontre sensiblement pur et faiblement agrégé dans l'amidon; là, en effet, son agrégation semble provisoire, destinée seulement à le défendre contre les altérations spontanées, » et plus loin : « L'amidon me semble donc une sécrétion agrégée alimentaire mise en réserve, bien plutôt qu'un véritable organe destiné à se reproduire directement. »

d'abord en amidon avant de servir à la nutrition des membranes celluloseuses; il est cependant des plantes (*Allium Cepa*, champignons, algues dépourvues de chlorophylle) dans lesquelles nous ne pouvons jamais reconnaître la présence de l'amidon; le sucre s'y transforme directement en cellulose.

Les moyens dont dispose actuellement la chimie moderne ne nous permettent pas de reproduire les métamorphoses ascendantes, mais seulement les métamorphoses rétrogrades de ces diverses substances. Mais cela même permet de supposer que, dans des conditions différentes (telles, par exemple, qu'elles se trouvent réalisées dans la cellule), les deux reproductions seront également possibles.

Un rapport analogue semble exister entre la glycose et le sucre de canne; nous pouvons transformer ce dernier en glycose; mais l'inverse nous est impossible: les deux transformations sont exécutées par la plante à différentes périodes<sup>1</sup>. Le sucre de canne me paraît d'ailleurs jouer dans la plante un rôle tout à fait analogue à celui de l'amidon; tandis que la glycose n'est jamais dans la cellule qu'un produit instable, le sucre de canne et l'amidon sont souvent emmagasinés pour longtemps dans les organes persistants.

L'inuline se transforme très-facilement en glycose, ainsi qu'on le voit lors de la germination de tous les tubercules qui en contiennent. D'un autre côté, avant leur maturité complète, les tubercules renferment encore beaucoup de glycose; c'est donc probablement aussi de cette substance que dérive l'inuline. Celle-ci jouerait le même rôle que l'amidon et le sucre de canne<sup>2</sup>.

Nous pouvons donc artificiellement transformer la cellulose, l'amidon, le sucre de canne et l'inuline en glycose; les cellules sont douées du même pouvoir.

L'observation nous fait en outre supposer que ces dernières exécutent aussi la métamorphose ascendante; nos moyens sont trop

<sup>1</sup> Le pétiole et la tige de la betterave renferment toujours des masses considérables de glycose (produit d'assimilation de la feuille): arrivée dans la racine, elle se transforme en sucre de canne; au printemps le contraire a lieu: le sucre de canne se transforme en glycose et en amidon qui sont employés dans les jeunes bourgeons. — D'après Buignet (*Journal de chimie et de pharmacie*, XXXIX, 81), les fruits succulents contiennent: d'abord de l'amidon, ensuite du sucre de canne, ensuite de la glycose au moment de la maturité. Il a cru reconnaître là l'action d'un ferment azoté.

<sup>2</sup> Les qualités physiques et chimiques de l'inuline ont été jusqu'à présent très-imparfaitement connues; voyez à ce sujet: J. Sachs, « Ueber die Sphärokrystalle des Inulins und dessen mikroskopische Nachweisung in den Zellen. » *Bot. Zeitung*, 1864, p. 77.

faibles pour nous permettre la même chose, mais cela n'infirmé en rien la théorie.

Le rapport intime qui existe entre les substances grasses et les hydrates de carbone paraîtra peut-être, au premier coup d'œil, un peu plus difficile à expliquer. Cependant, dans la germination des graines huileuses<sup>1</sup>, les matières grasses se transforment en glycose et en amidon, qui eux-mêmes servent à la production de cellulose. D'un autre côté, pendant la maturation des mêmes graines, l'amidon et la glycose donnent évidemment naissance à des matières grasses. Dans ces plantes, la graisse joue le rôle que nous avons déjà attribué à l'inuline et au sucre de canne; c'est la forme stable des principes élaborés; tant que dure le mouvement vital, elle est remplacée par de la glycose, qui elle-même produit de l'amidon. Dans certains cas, l'amidon semble même dériver directement des substances grasses. Plus loin, en étudiant la dégradation de la cellulose, nous verrons qu'elle se transforme souvent aussi en matière grasse.

Toutes ces idées, qui nous sont en quelque sorte imposées par le mode de développement des organes, paraîtraient peut-être beaucoup plus claires si nous possédions pour les hydrates de carbone des formules rationnelles comme pour les substances grasses. En comparant ces faits à la transformation des hydrates de carbone en graisse par la fermentation, nous n'expliquons rien<sup>2</sup>; la présence des champignons du ferment suppose, en effet, l'existence de ces mêmes forces végétatives dont nous cherchons l'explication. La création de l'acide butyrique et de la glycérine aux dépens du sucre, par la fermentation présente même un problème beaucoup plus compliqué que la production de la graisse dans les graines qui mûrissent; dans ce dernier cas, en effet, nous retrouvons la graisse dans la même cellule où étaient auparavant l'amidon ou le sucre; pendant la fermentation, au contraire, la substance grasse produite reste à

<sup>1</sup> C'est H. von Mohl qui le premier a observé le développement de la graisse aux dépens de l'amidon (Die vegetabilische Zelle, p. 250); mais c'est moi qui ai découvert la production de l'amidon dans la germination des graines huileuses (Bot. Zeitung, 1857, p. 177), ainsi que la production de l'amidon aux dépens du sucre de canne, des betteraves et de l'inuline de certains tubercules (Jahrb. für wiss. Bot., III, 219 et 220).

<sup>2</sup> Les expériences de Pasteur ont montré que pendant la fermentation alcoolique, outre l'alcool et l'acide carbonique, 0,6 à 0,7 % de la glycose se transforment en acide succinique et 3,2 à 3,6 % en *glycérine*: il se produit à côté de la cellulose des ferments 1,2 à 1,5 % de graisse (Kekulé, Lehrb. d. org. Chem., II, 343). Berthelot a trouvé que la sorbine, la mannite, la dulcité et la glycérine mises en contact pendant un temps prolongé avec de la craie et du fromage (40° C.) fermentent lentement et produisent de l'alcool et de l'acide lactique et butyrique (Ibid., II, 345).

l'extérieur du champignon dans lequel s'exercent les forces végétales ; il reste à décider si la molécule de sucre pénètre dans le champignon, s'y transforme en graisse et en ressort ensuite, ou bien si (ce qui me paraît assez invraisemblable) la transformation a lieu entièrement à l'extérieur du champignon. Renonçons donc à expliquer par la fermentation les phénomènes dont les plantes d'une organisation plus élevée sont le théâtre. Berthelot n'a pas mieux fait comprendre la production du sucre aux dépens de la graisse, en observant qu'une sorte de fermentation de la glycérine produit du sucre<sup>1</sup>.

Tout ce que la chimie théorique peut nous dire sur les rapports des hydrates de carbone et des matières grasses se trouve consigné dans ces quelques mots de Kekulé<sup>2</sup> : « Toutes les transformations d'hydrates de carbone étudiées jusqu'à présent s'accordent à montrer que les molécules de carbone y sont groupées de la même façon que dans les substances grasses. »

De même que ce n'est pas la totalité de l'amidon, du sucre, de l'inuline et des matières grasses qui est employée à la production de cellulose, de même aussi d'autres combinaisons sont occasionnellement appelées à jouer un rôle analogue. Je citerai d'abord la mannite, les glycosides et le tanin ; leur rôle dans le développement des tissus et leur constitution chimique sont encore beaucoup moins connus que pour les substances dont nous avons parlé précédemment ; nous ne pouvons rien affirmer de positif à leur sujet.

La mannite se rencontre en abondance dans les champignons et dans certaines algues ; elle y joue peut-être un rôle analogue à celui du sucre de canne et de l'inuline ; mais peut-être aussi n'est-elle qu'un produit de dégradation de la cellulose. Je n'émetts là, du reste, que de simples hypothèses. D'après un travail de Luca<sup>3</sup>, la mannite, abondante chez l'olivier, y jouerait le même rôle que la glycose et l'amidon dans d'autres plantes. Peu abondante dans les feuilles au commencement de leur existence, elle y augmente peu à peu pour diminuer de nouveau lorsque celles-ci approchent de leur chute. On la rencontre aussi dans les fleurs et dans les jeunes fruits ; au moment de leur maturité, elle a entièrement disparu. Elle cède ainsi la place à l'huile. — La mannite offre des relations intéressantes avec les hydrates de carbone d'un côté et les matières grasses de l'autre. Elle prend naissance pendant la fermentation putride et butyrique du sucre de canne et de quelques autres sucres<sup>4</sup>. « Certains sucres et surtout le sucre de canne, transformés par l'influence des acides dilués, four-

<sup>1</sup> Kekulé, *Lehrb. d. Org. Chemie*, II, 335.

<sup>2</sup> Kekulé, *ibid.*, II, 330. Les combinaisons étherées des hydrates de carbone sont également intéressantes dans leurs rapports avec les graisses (*Ibid.*, II, 351).

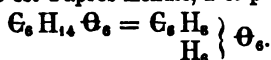
<sup>3</sup> « Recherches sur la formation de la matière grasse dans les olives, » par S. de Luca, *Comptes rendus*, 1862, p. 506.

<sup>4</sup> Kekulé, *Lehrb. d. Org. Chem.*, II, 228 et 229.

nissent de la mannite sous l'influence d'un amalgame de sodium, en absorbant de l'oxygène » (Linnemann).

Cette substance peut, d'un autre côté, donner naissance à des acides gras; maintenue en contact avec de la chaux et du fromage, elle fermente et produit de l'acide carbonique, de l'hydrogène, des acides acétique, butyrique, lactique et de l'alcool. Fondue avec de la potasse, elle fournit des formiates, des acétates et des propionates; distillée en présence de chaux, elle donne probablement de l'acétone et de la métacétone<sup>1</sup>. On n'a pas encore cherché à reconnaître par les méthodes microchimiques les rapports des glycosides avec le développement des organes; peut-être produisent-ils également dans la plante la glycose qu'on en retire facilement dans les laboratoires; cela les mettrait sur le même pied que les autres hydrates de carbone que nous avons étudiés. Rochleder<sup>2</sup> a voulu ramener aux glycosides l'origine de tous les hydrates de carbone qui se rencontrent dans la plante; cette opinion nous semble mal fondée; les feuilles renferment, en effet, de l'amidon, qui semble un produit direct de l'assimilation. En outre, si l'idée de Rochleder se trouvait justifiée, il faudrait s'attendre à rencontrer des glycosides dans toutes les parties assimilantes, c'est-à-dire dans celles qui renferment de la chlorophylle; ils semblent, au contraire, limités aux organes persistants et à ceux qui leur succèdent; ainsi la salicine se rencontre dans l'écorce du saule et du peuplier, la phloridzine dans l'écorce de la racine des poiriers, l'amygdaline dans les graines des mêmes espèces; la convolvuline (rhodeoretine) dans les racines du *Convolvulus Schiedeanus*; la solanine, rangée par Zwenger au nombre des glycosides, dans les baies et les jeunes pousses de pommes de terre; tous ces tissus ne paraissent guères appropriés à la création des hydrates de carbone. Il en est de même du tannin des noix de galle, qui se développe dans l'arbre dès sa jeunesse et s'accumule dans ces excroissances; l'acide ruberythrique ne se rencontre que dans les rhizomes de la *Rubia tinctorum*. Des principes qui ne se rencontrent que dans des organes persistants ou qui n'apparaissent que pendant la germination se formant aux dépens des principes élaborés, ne peuvent guères appartenir à la métamorphose ascendante, ni jouer un rôle aussi étendu que celui qu'on leur a attribué. Si aucun hydrate de carbone ne pouvait prendre naissance sans la préexistence d'un glycoside, la distribution de ces principes dans la plante serait très-différente de ce qu'elle est. Les glycosides se trouveraient, ainsi que nous l'avons indiqué, en abondance dans les organes assimilants, ils diminueraient dans les organes persistants, et on n'en verrait pas trace pendant la germination. Pourquoi rencontrerait-on un glycoside dans les jeunes pousses de pommes de terre; tout l'amidon nécessaire à leur croissance est déjà produit auparavant; évidemment, dans ce cas-là, c'est la solanine qui est le dérivé<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> La formule de la mannite est d'après Kekulé, l. c. p. 227:



<sup>2</sup> Rochleder, *Phytochemie*, 1854, p. 328.

<sup>3</sup> On trouvera dans la *Phytochemie* de Rochleder (1854, p. 327), et dans sa *Chemie u. Physiol. der Pflanzen* (1858, p. 111), des observations intéressantes sur la nature des glycosides.



Les différentes substances du groupe du tanin, peu connues encore, peuvent, suivant leur nature, être dans des rapports très-différents avec la formation des tissus; leur présence dans presque toutes les plantes, leur grande abondance dans certains cas leur assurent un rôle important. — J'ai montré<sup>1</sup> comment, pendant la germination de graines dont ni l'endosperme ni l'embryon ne contiennent de tanin, comme chez le *Phaseolus*, *Pisum*, *Helianthus annuus*, *Prunus*, *Amygdalus*, *Pinus*, *Phoenix*, etc., cette substance apparaît dans les parties qui commencent à se développer et s'y maintient tout le temps de la germination; quelque chose d'analogue se passe dans les bourgeons; il est donc peu probable que le tanin joue un rôle semblable à celui des hydrates de carbone. Lorsque cette substance n'apparaît que dans des cellules isolées du parenchyme (*Ricinus*) ou dans certaines séries de cellules (*Phaseolus*), elle se comporte toujours comme les huiles éthérées et les résines; pendant la germination du *Pinus pinea*, le tanin remplit les cellules qui, plus tard, contiendront de la résine; il me paraît, dans tous les cas, n'être qu'un produit secondaire, un produit de désorganisation qui, une fois créé, ne prend plus aucune part à la formation des tissus; il est d'une nature excrémentitielle. Pendant la germination de certaines graines (Graminées, *Allium Cepa*), il ne se développe que des quantités de tanin inappréciables au microscope; chez d'autres, au contraire, telles que le gland et la châtaigne, l'embryon en contient déjà d'énormes quantités; et pendant la germination, il augmente encore, au lieu de diminuer comme il le ferait s'il servait à la production des tissus. J'attache une importance d'autant plus grande à ces faits, que Wigand (Bot. Zeitg., 1862, p. 122) a dit: « Le tanin est un facteur actif dans les transformations dont la plante est le théâtre, et au point de vue physiologique, il faut le considérer comme un anneau de la chaîne des hydrates de carbone. » Les observations sur lesquelles reposent ces déductions sont beaucoup trop générales; les unes sont faites dans des conditions défavorables, d'autres sont interprétées d'une manière inexacte. Par contre, Wigand me paraît avoir raison lorsqu'il associe le tanin à la production de certains principes colorants bleus ou rouges (l. c., p. 123).

Le rôle physiologique du tanin ne pourra être étudié avec quelque fruit que lorsque les chimistes nous auront appris quelque chose de positif sur ses rapports avec d'autres substances. Ce n'est qu'alors que nous pourrons expliquer son apparition, sa disparition et sa distribution dans les tissus. Sanio (Bot. Zeitg., 1863, n° 3) et Trécul (Comptes rendus, 1865, LX, 225) ont publié des observations très-nombreuses sur la distribution du tanin dans différentes plantes, mais ils n'ont pas attaché assez d'importance à indiquer l'âge et le degré de développement des tissus<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Pour des détails sur la production et la distribution du tanin dans les graines qui germent, voyez les mémoires suivants de J. Sachs: « Ueber das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Samen » (Bot. Zeitung, 1859, p. 177); « über einige neue mikroskopisch-chemische Reactionsmethoden » (Sitzungsber. der kais. Akad. der Wiss. Wien, 1859, vol. 36); « Keimung der Schminkbohne » (ibid. vol. XXXVII, 1859); « Zur Keimungsgeschichte der Dattel » (Bot. Zeitung, 1862, p. 241).

<sup>2</sup> D'après Hartig, le tanin se présenterait souvent dans les cellules sous forme de granules (« das Gerbmehl, » Bot. Zeitung, 1865, n° 7); mais de ce mémoire on ne peut rien conclure sur le rôle physiologique de cette substance.

D'après tout ce que je viens de dire, il n'est donc pas possible d'affirmer que les glycosides et le tanin jouent un rôle (qui serait en tous cas médiat) dans la production de la cellulose. Pour produire un hydrate de carbone, il suffirait avec la mannite d'une transformation chimique peu importante; avec les glycosides et le tanin, il faudrait une scission de la molécule<sup>1</sup>; la nouvelle substance ainsi produite serait absorbée par le protoplasma et appliquée à la production de cellulose.

Si je n'ai pas parlé dans ce paragraphe des gommés et de la pectine, c'est que je regarde ces substances comme des produits de désorganisation de la cellulose qui n'ont absolument rien à faire avec sa production (v. § 99).

§ 98. *Données analytiques.* Quelques-unes des idées émises dans le paragraphe précédent trouvent leur justification dans des travaux d'analyse chimique, sur la germination qu'il ne m'était pas possible de citer alors sans sortir de mon sujet. Les chiffres exacts que nous fournissent ces recherches sont fort précieux, mais elles ont toutes le défaut de ne pas nous indiquer assez la place où ces substances se rencontrent dans les tissus, ni la période de développement pendant laquelle on les trouve; pour ses travaux, le chimiste a besoin de matériaux abondants, et il lui est fort difficile d'isoler certains tissus d'un caractère physiologique particulier; beaucoup de questions que le microscope trancherait facilement sont inabordable pour le faiseur d'analyses; il lui est, par exemple, impossible de se procurer des quantités suffisantes de coiffes radiculaires, de points de végétation avec les feuilles les plus jeunes, de parenchyme sans faisceaux fibro-vasculaires, etc.; il ne peut pas songer à isoler les unes des autres des cellules dont le contenu est différent. Le chimiste est donc forcé d'employer des morceaux entiers de plantes, renfermant des tissus de toutes sortes; et ce n'est qu'avec prudence et en nous appuyant le plus possible des méthodes micro-chimiques que nous devons admettre ses résultats.

L'un des derniers travaux de Boussingault<sup>2</sup> est peut-être le meilleur que nous ayons dans ce genre: il montre comment pendant la germination, il disparaît beaucoup plus d'amidon qu'il ne se produit de cellulose; une partie est en effet transformée par la respiration en acide carbonique et en eau, et une partie passe dans des combinaisons indéterminées; c'est bien l'amidon qui fournit les ma-

<sup>1</sup> Ainsi Buignet pense qu'une partie de la glycose des fruits mûrs provient de la scission des molécules de tanin contenues dans le fruit vert. Mais cela n'est point prouvé (*Journal de Chimie et de Pharmacie*, XXXIX, 81).

<sup>2</sup> *Comptes rendus*, 1864, LVIII, 917.

tériaux puisque ni les substances albumineuses ni les autres combinaisons que renferme la graine ne diminuent pendant la germination.

Ces expériences sont d'autant plus instructives que les germes ne pouvaient pas absorber de principes minéraux et que, végétant dans l'obscurité, ils ne produisaient pas de nouvelle matière organique; nous avons donc ici, aussi clairement que possible, les transformations de substances, en rapport avec la production d'organes nouveaux. Le 5 juillet, 22 grains de maïs furent semés dans de la pierre ponce arrosée d'eau distillée; ils germèrent et se développèrent dans l'obscurité jusqu'au 25 juillet; les graines pesaient : 9,838 gr. et les plantes fraîches : 73,26 gr. ; la moitié environ de la matière organique avait disparu.

Maïs.	Substance desséchée à 110° C.	Amidon et dext <sup>re</sup> (?)	Glycose et sucre (?)	Huile.	Cellulose.	Matière azotée.	Cendres.	Substanc. indéterminées.
Graines. .	8,636	6,386	0,000	0,463	0,516	0,880	0,156	0,236
Plantes. .	4,529	0,777	0,953	0,150	1,316	0,880	0,156	0,397
Différence.	-4,107	-5,609	+0,953	-0,313	+0,800	0,000	0,000	+0,161

La cellulose ne s'est, comme on le voit, pas tout à fait triplée ; on obtiendrait un résultat beaucoup plus élevé si, dans l'analyse, on ne considérait que la cellulose de l'embryon et de la jeune plante, sans compter celle de l'endosperme et du testa : 0,8 représenterait alors un multiple bien plus élevé de la cellulose de l'embryon. Boussingault, tout en s'étonnant de cette augmentation de la cellulose dans l'obscurité, reconnaît avoir trouvé la même chose pour les fèves ; et il conclut que « vraisemblablement une partie de l'amidon est employée à la production de cellulose. »

Le docteur Ed. Peters <sup>1</sup> a publié un travail analytique sur la germination de la courge qui contient également des renseignements utiles aux physiologistes. Il fit germer les graines dans la sciure de bois afin de les nettoyer plus facilement et les examina à trois périodes différentes.

I. Lorsque les racines principales étaient longues de 2 à 4 centimètres, mais n'avaient pas encore produit de racines secondaires,

<sup>1</sup> Ed. Peters, « Zur Keimungsgeschichte des Kürbissamens, » Landwirthschaftliche Versuchsstationen, 1861, cahier VII, 1.

l'axe hypocotylé était encore très-court et les cotylédons enfermés dans le testa.

II. Lorsque les 5 à 6 premières racines secondaires avaient 2 à 3 centimètres de longueur, l'axe hypocotylé commençait à s'allonger et les cotylédons devenaient verts à la base.

III. Lorsque les cotylédons bien épanouis étaient d'un beau vert; tout le système des racines du germe était développé; l'axe hypocotylé avait atteint sa longueur finale et la première feuille commençait à s'épanouir.

La dernière période de développement se faisait sous l'influence de la lumière, mais il est permis de supposer que les cotylédons à peine verdissés n'avaient pas encore eu le temps de créer par assimilation des quantités appréciables de matière organique. Les racines absorbaient dans la sciure de bois de faibles quantités de cendre.

Je citerai ici tous les chiffres qu'a obtenus Peters dans ce travail fort remarquable.

*Composition de 100 parties de la graine et du germe de Cucurbita Pepo d'après Ed. Peters<sup>1</sup>.*

Parties constitutives	Graine.	I <sup>re</sup> Période.			II <sup>me</sup> Période.			III <sup>me</sup> Période.		
		Cotylédons.	Axe hypocotylé.	Racine.	Cotylédons.	Axe hypocotylé.	Racine.	Cotylédons.	Axe hypocotylé.	Racine.
Huile . . .	49,51	40,48	6,36	4,83	26,40	3,93	3,10	7,20	2,68	2,83
Sucre . . .	traces	0,84	6,64	8,86	3,42	5,84	6,96	6,40	6,84	2,74
Gomme . . .	traces	0,82	2,23	2,16	1,22	2,10	3,28	2,94	2,88	2,29
Amidon . . .	0	3,10	5,60	3,80	7,00	7,62	8,21	3,28	2,92	2,12
Cellulose . .	3,02	2,79	8,77	12,05	3,50	10,13	16,42	7,80	12,40	17,92
Mat. album.	39,88	39,88	39,50	40,26	40,26	39,88	38,87	43,93	43,17	43,87
Cendres . .	5,10	4,80	9,99	8,08	5,36	10,75	8,20	7,75	11,06	9,20
Princ. indét.	2,49	7,29	20,91	19,96	12,84	19,75	14,96	20,70	18,05	19,03
	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00

Les pertes pendant la végétation représentaient<sup>2</sup> :

I<sup>re</sup> période = 0,43 % du poids de la graine.

II<sup>me</sup> » = 11,20 % »

III<sup>me</sup> » = 21,80 % »

La tablelle précédente se trouve complétée par la suivante.

<sup>1</sup> Dans toutes ces analyses le testa est enlevé; le résultat ne s'applique qu'à l'embryon et au germe.

<sup>2</sup> Lorsque la germination se fait lentement sous l'influence d'une basse température, les pertes sont plus grandes.

Table des poids absolus dans 1000 graines et 1000 germes.

Parties constitutives	Graine.	I <sup>re</sup> Période.			II <sup>me</sup> Période.			III <sup>me</sup> Période.		
		Cotylé- dons.	Axe hypo- cotylé.	Racine.	Cotylé- dons.	Axe hypo- cotylé.	Racine.	Cotylé- dons.	Axe hypo- cotylé.	Racine.
Huile . . .	136,65	102,25	0,77	0,49	55,18	0,63	0,62	11,39	0,72	0,87
Sucre . . .	traces	2,12	0,80	0,89	7,15	0,94	1,39	10,12	1,84	0,84
Gomme . . .	traces	2,07	0,27	0,22	2,55	0,34	0,66	4,65	0,77	0,71
Amidon . . .	0	7,83	0,68	0,38	14,63	1,23	1,64	5,19	0,79	0,65
Cellulose . .	8,34	7,05	1,06	1,22	7,32	1,63	3,28	12,34	3,34	5,52
Albumine . .	110,07	100,73	4,80	4,07	84,14	6,42	7,77	69,50	11,61	13,51
Cendres . . .	14,08	12,12	1,20	0,82	11,20	1,73	1,64	12,25	2,98	2,83
Subst. indét.	6,86	18,43	2,52	2,01	26,83	3,18	3,00	32,76	4,85	5,87
Poids totaux	276,00	232,60	12,10	10,10	209,00	16,10	20,00	158,20	26,90	30,80

Je ferai encore usage de ces chiffres, lorsque je traiterai plus loin du transport des substances à travers les tissus ; pour le moment, je ne m'occuperai que de ce qui a trait à l'augmentation de la cellulose. La racine contient pendant la première période, 1,22 de cellulose, pendant la 2<sup>me</sup>, 3,28, et pendant la 3<sup>me</sup>, 5,52 ; malgré cela, l'huile, la gomme, le sucre et l'amidon augmentent dans les tissus de cet organe au lieu d'y diminuer. La racine contient d'abord 0,38 d'amidon, puis 1,64, puis enfin seulement 0,65 : ces chiffres prouvent évidemment que pendant la deuxième période, les principes élaborés qui arrivent à la racine se transforment en amidon plus vite qu'ils ne sont employés ; cette différence s'égalise durant la troisième période. Dans l'axe hypocotylé la proportion de cellulose est successivement de 1,06, 1,63 et 3,34 : celle d'amidon de 0,68, 1,23, 0,79. Pendant la deuxième période, les parois cellulaires ne s'allongent pas encore rapidement, et l'amidon s'emmagasine dans les cellules ; il est employé pendant la troisième période. Le sucre augmente constamment pendant les trois périodes ; il se forme aux dépens de l'huile des cotylédons et arrive dans l'axe hypocotylé plus rapidement qu'il n'y est employé à la production d'amidon et de cellulose. La proportion d'huile contenue dans l'axe hypocotylé reste toujours à peu près la même. Dans les cotylédons, les rapports entre les trois périodes sont les mêmes que dans l'axe hypocotylé : la proportion de cellulose varie de 7,05 à 7,32 et à 12,34 ; celle d'amidon de 7,83 à 14,63 et à 5,19 ; le sucre augmente constamment ; l'huile qui est toujours employée sans jamais se renouveler diminue de 102,25 à 55,18 et à 11,39. En résu-

mant ces transformations de substances sans s'attacher à isoler les différents organes, on obtient les résultats suivants :

*1000 graines de Cucurbita Pepo, d'après Peters.*

Parties constitutives.	Graine.	Germe.		
		I <sup>re</sup> période.	II <sup>me</sup> période.	III <sup>me</sup> période.
Huile . . . . .	106,65	103,51	56,43	12,98
Sucre . . . . .	traces	3,81	9,48	12,80
Gomme . . . . .	traces	2,56	3,55	6,13
Amidon . . . . .	0	8,89	17,50	6,63
Cellulose . . . . .	8,34	9,33	12,23	21,20
Albumine . . . . .	110,07	109,60	98,33	94,62
Cendres . . . . .	14,08	14,14	14,57	18,06
Principes indéterminés . .	6,86	22,96	33,01	43,48
Poids totaux . .	276,00	274,80	245,10	215,90

Ces résultats généraux sont les mêmes que ceux que nous avons indiqués pour les parties isolées; l'amidon augmente pendant les deux premières périodes pour diminuer pendant la troisième; la cellulose augmente faiblement pendant les deux premières et brusquement pendant la troisième; le sucre augmente et l'huile diminue constamment.

Si, comme Peters l'a fait, on considère la gomme qui se trouve dans ces plantes comme de la dextrine, on a de la peine à expliquer son origine; si on la prend au contraire pour une gomme proprement dite, c'est un produit de désorganisation (des membranes?) qui doit constamment augmenter; une fois produite, elle ne trouve plus d'emploi dans les tissus.

Il ne faut pas chercher à établir un rapport entre la diminution sensible des matières albumineuses, pendant la germination et la production de cellulose; cette perte s'explique bien plus naturellement par le grand nombre de petites racines et de poils radiculaires qu'on déchire en nettoyant la plante; plus les racines se ramifient, plus cet inconvénient augmente. Les parties ainsi endommagées se trouvent être justement toujours riches en protoplasma. Boussingault a bien montré que, lorsque le germe ne souffre pas d'injures, la matière azotée ne varie pas; Oudeman et Rauwenhoff ont dit la même chose<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Cités par Gris « Recherches anat. et physiol. sur la germin. » 1864, p. 14. Je n'ai jamais vu l'original. Les travaux de Fleury (Ann. de Chimie et de Phys., 1865, IV, 51) sur le même sujet me paraissent sans aucune valeur; il ne parle jamais de la production de l'amidon.

Après tout ce que je viens de dire, et en particulier après les travaux de Peters, il me paraît superflu de revenir avec A. Gris sur l'origine de l'amidon dans les graines oléagineuses. Mes « hypothèses » me paraissent déjà suffisamment prouvées par mes travaux précédents, et je crois que ses objections proviennent avant tout d'une fausse interprétation de quelques passages de mes écrits. Il me semble que dans ce travail, d'ailleurs très-valable, il s'en est tenu trop exclusivement aux rapports anatomiques visibles, et ne s'est pas assez occupé de l'origine des principes dont il reconnaissait la présence (voy. A. Gris, « Recherches anat. et physiol. sur la germination. » Paris 1864, p. 105-110).

§ 99. *Métamorphoses de la cellulose.* Les transformations chimiques auxquelles sont soumis les hydrates de carbone se trouvent parfois terminées lorsque ceux-ci sont devenus de la cellulose; mais il n'en est pas toujours ainsi; la cellulose elle-même sert parfois à la production de nouvelles combinaisons chimiques; celles-ci charriées par la sève aident à la formation de nouvelles cellules, ou bien elles sont employées à modifier les propriétés physiologiques des membranes; ou bien enfin elles sont rejetées au dehors comme produits excrémentitiels. Quelques-unes de ces métamorphoses sont assez bien connues pour qu'on puisse, avec certitude, retrouver la cellulose à leur point de départ; d'autres fois ce n'est que par analogie qu'on arrive à ce résultat.

La germination de la datte <sup>1</sup> offre un exemple frappant de la production de nouvelle cellulose, avec les produits de la transformation de l'ancienne; les membranes cellulaires de l'endosperme (à l'exception des membranes primaires) sont ramollies, dissoutes, transformées en glycose et absorbées par le suçoir du germe; là elles prennent la forme d'amidon, puis finalement redeviennent cellulose. Il se passe peut-être quelque chose d'analogue dans la dissolution et la « résorption » des cellules mères du pollen ou des spores <sup>2</sup>; seulement ici les produits de transformation sont inconnus.

Le cas le mieux décrit de la transformation de la cellulose en produits excrémentitiels est celui de la production de gomme adragante étudiée par H. von Mohl <sup>3</sup>. La moelle et les rayons médullaires des espèces d'*Astragalus* qui produisent l'adragante, ont d'abord l'apparence normale propre à ce genre d'organismes; les parois

<sup>1</sup> Sachs, « Zur Keimungsgeschichte der Dattel, » Bot. Zeitung, 1862, p. 241.

<sup>2</sup> Hofmeister, Vergleich. Untersuchungen, etc., p. 74, 104, 128; Neue Beiträge, etc. (Abh. der kais. sächs. Gesellsch. d. Wiss., VII, 640).

<sup>3</sup> H. von Mohl, Bot. Zeitung, 1857, p. 33.

consistent en cellulose; bientôt la transformation commence et chemine des couches extérieures aux couches intérieures, ne les atteignant pas toutes avec la même énergie; toute la substance revêt peu à peu les caractères de la gomme adragante; elle acquiert en particulier la propriété de se gonfler énormément dans l'eau; aussi peu à peu elle augmente de volume et s'échappe bientôt par toutes les fentes de la tige.

D'après Wigand, c'est de la même façon que se forment la bassorine et l'arabine<sup>1</sup>. Cette dernière ne serait du reste qu'un produit de transformation plus avancée que la précédente; toutes les couches de la tige du prunier peuvent subir cette métamorphose sur un espace plus ou moins étendu; la chair du fruit et le noyau lui-même n'en sont pas exempts; on trouve dans ce dernier des cellules qui d'un côté sont encore en bon état et de l'autre sont déjà transformées en gomme. Le même auteur a trouvé dans des morceaux de gomme du Sénégal, des cellules d'écorce d'Acacia sur lesquelles on pouvait suivre pas à pas la transformation. D'après Cramer, on peut reconnaître sur la gomme des Cactus toutes les couches d'épaississement des cellules et même les pores (dans l'alcool).

Ces diverses observations concourent bien à prouver que la gomme adragante, la bassorine et l'arabine sont des produits de la transformation de la cellulose; elles n'ont jamais d'autre origine; rien ne nous fait supposer non plus que ces substances soient résorbées par les tissus et utilisées de nouveau dans l'organisme; ce sont des produits excrémentitiels et non point des matériaux plastiques.

On rencontre dans les cellules épidermales de beaucoup de graines, dans les péricarpes des labiées, dans les poils de l'achène des composées, etc., une transformation de la cellulose qui rappelle la production de bassorine<sup>2</sup>. Les membranes cellulaires très-épaisses dans tous les cas que nous venons de mentionner subissent, sans changer d'aspect, une transformation chimique profonde; elles absorbent des quantités considérables d'eau, se gonflent énormément et font éclater les couches cuticulaires extérieures; elles se

<sup>1</sup> A. Wigand, « Ueber die Desorganisation der Pflanzenzelle, » *Jahrb. f. wiss. Botanik*, 1861, III, 117.

<sup>2</sup> Hofmeister, « Ueber die zu Gallert aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarprien » (*Berichte d. k. sächs. Gesells. d. Wiss.*, 1858, février, p. 99 et 30). — Nägeli, *Sitzungsber. d. k. bayerischen Akad. d. Wiss.*, 1864, juillet. — Cramer, « Ueber das Vorkommen und die Entstehung einiger Pflanzenschleime, » dans *Nägeli und Cramer, Pflanzenphys. Unters.* 3<sup>me</sup> cahier.



répandent dans l'eau sous la forme d'un mucus transparent et insoluble. Ces produits, étudiés par Hofmeister dans les graines de lin, de trèfle et de coing, bleuissent sous l'influence de l'iode et de l'acide sulfurique ; pour quelques-uns (*Salvia Horminum*, *Teesdelia nudicaulis*) il suffit même de l'iode seul. De la même façon les membranes cellulaires des Palmellacées, des Nostochinées et des Chroococcacées, etc., se transforment peu à peu en un mucus toujours plus fluide.

Lors de la production de la substance dite : « intercellulaire » la cellulose des couches extérieures des membranes se transforme en une substance encore inconnue. C'est à H. von Mohl que sont dues les meilleures observations que nous possédions à ce sujet<sup>1</sup>.

La viscine des baies du gui est due, d'après Wigand (*Jahrb. f. Wiss. Bot.* III. p. 171) à une transformation des membranes cellulaires ; la substance qui retient ensemble les grains de pollen des Orchidées et des Onagrariées aurait une origine analogue. Je crois qu'il faut aussi attribuer à une métamorphose de la cellulose, toutes ces modifications des membranes cellulaires qu'on a jusqu'à présent appelées sans grandes raisons des « infiltrations » (c'est-à-dire dépôts de molécules d'une nature différente entre les molécules de cellulose). Je veux parler ici de la lignification, de la formation du liège et de la cuticule, de la coloration des parois. Comme on n'a jamais donné d'argument positif en faveur de l'hypothèse de l'infiltration, je ne la discuterai pas ; je me bornerai à citer les faits qui me paraissent confirmer ma manière de voir ; je m'appuie d'abord du fait bien établi par Mohl et Payen, que la matière organique qui se trouve à la base de toute membrane est de la cellulose<sup>2</sup>.

Dans l'hypothèse de l'infiltration, on admet que les molécules de lignine, de liège, de cuticule et de matière colorante sont de formation secondaire, se déposent entre les molécules de cellulose et par le moyen de certains dissolvants (exemple : macération de Schulze) peuvent être enlevées et laisser la place à de la cellulose pure. Je pense au contraire que les molécules de lignine<sup>3</sup>, de liège, etc.

<sup>1</sup> Voyez aussi Wigand, « Ueber Intercellularsubstanz und Cuticula, » *Botanische Untersuch.* Braunschweig, 1854.

<sup>2</sup> Payen, *Ann. des Sc. nat.*, 1840, XIV, 99. *Ibid.*, 1841, XVI, 321. — Mohl, *Bot. Zeitung*, 1847, n<sup>os</sup> 29, 30, 31, et *Veget. Zelle*, p. 189, 193. — Kabsch (*Jahrbücher Wiss. Bot.* III, 857), a discuté les nouvelles hypothèses de Frémy sur la substance des membranes.

<sup>3</sup> Ueber Lignin und Cuticularsubstanz, voy. Franz Schulze, *Lehrbuch der Chemie f. Landwirth.* Leipzig, II, 2<sup>me</sup> partie, p. 2.

prement naissance à la place même où nous les trouvons; elles sont dues à une transformation chimique d'une partie de la cellulose, et elles n'ont jamais existé dans la sève ou le protoplasma. Je ne parle pas ici des substances azotées<sup>1</sup> et minérales (acide silicique<sup>2</sup>) que l'on rencontre quelquefois dans la cellulose: celles-ci sont à mon avis dues à des infiltrations.

Si ces principes, avant d'arriver dans la membrane existaient dans l'intérieur de la cellule, on devrait les y rencontrer sous une forme quelconque; il faudrait sans cela supposer que, à mesure qu'ils se produisent dans la sève, ils passent dans la membrane, ou que quelques-unes des substances contenues dans la cellule se transforment en lignine, en liège, au contact de la membrane. Il est vrai que la cellulose qui se produit dans l'intérieur de la cellule ne s'y rencontre jamais sous cette forme; mais on y trouve au moins des grains d'amidon, des hydrates de carbone qui expliquent sa formation, tandis que personne ne peut dire aux dépens de quels principes se produisent la lignine, le liège, etc.

Je puis encore citer, à l'appui de ma manière de voir, le fait que les couches d'une membrane sont toujours d'autant plus modifiées qu'elles se trouvent placées plus à l'extérieur de la cellule, c'est à dire plus loin du protoplasma et de son influence; la couche interne offre presque toujours les réactions de la cellulose à peu près pures<sup>3</sup>.

Si la lignine, le liège, etc., provenaient de l'intérieur de la cellule, il faudrait toute une nouvelle série d'hypothèses pour expliquer leur position dans la membrane; s'ils proviennent d'une transformation locale de la cellulose, le voisinage du protoplasma n'est plus une nécessité<sup>4</sup>. Il est vrai que l'acide silicique, produit évident de l'infiltration, se rencontre aussi surtout dans les couches extérieures; mais il n'est point prouvé qu'il provienne de l'intérieur de la

<sup>1</sup> On trouve souvent de la quinine et de la cinchonine dans la substance des membranes cellulaires et en particulier dans l'écorce. Wigand, Bot. Zeitung, 1862, p. 142.

<sup>2</sup> L'acide silicique qu'on trouve en général déposé dans les membranes se rencontre aussi assez souvent dans l'intérieur des cellules.

<sup>3</sup> La cuticule, de même que la substance intercellulaire, n'est autre chose que la couche extérieure de la membrane, et sa base est toujours la cellulose. Hofmeister en a retrouvé des réactions (I et SO<sub>2</sub>) sur des graines de lin et des feuilles d'*Hoya carnosa*, d'*Orchis Morio* après une macération prolongée dans la potasse. Ber. der. k. sächs. Gesells. d. Wiss., 1858, p. 21.

<sup>4</sup> L'air et peut-être aussi la lumière jouent un certain rôle dans la production de la cuticule et du liège, du moins les blessures faites à un tissu se recouvrent presque toujours d'une couche de liège qui préserve contre les agents extérieurs les parties sous-jacentes.

cellule; il monte peut-être directement depuis la racine à travers les membranes cellulosiques; si dans certains cas il provient réellement de l'intérieur de la cellule, on peut encore le mettre à part puisqu'il ne joue pas un rôle direct dans la production de matière organique.

Enfin si c'est surtout dans les couches extérieures que se rencontrent la lignine, le liège, etc., ces substances se rapprochent en cela de la gomme que nous avons vue être un produit de métamorphose.

La nature chimique des principes qui nous occupent ici, est trop peu connue, pour que la chimie puisse avancer des arguments valables d'un côté ou de l'autre. Je remarquerai toutefois que la lignine, le liège et la cuticule sont des combinaisons plus pauvres en oxygène que la cellulose; on pourrait expliquer leur formation par une sorte de putréfaction; sous l'influence de l'oxygène de l'air, il se produirait de l'eau et de l'acide carbonique et il resterait une combinaison plus riche en carbone<sup>1</sup>; peut-être les matières azotées qui pénètrent par infiltration dans la membrane y agissent-elles comme ferments. La lignification serait alors le premier degré de la transformation en humus.

La production de cire et d'autres combinaisons grasses aux dépens de la cellulose a été supposée par Wigand et Karsten<sup>2</sup>; ils ne l'ont pas prouvée, parce qu'ils n'ont pas suivi la transformation pas à pas; ils n'ont tiré leurs conclusions que des rapports de position. D'après Karsten, l'enduit de cire et de résine qui revêt le Ceroxylon et la Klopstokia, la cire des fruits de *Myrica* provien-

<sup>1</sup> D'après Schulze la formule empirique de la lignine est :  $C_{28} H_{24} O_{20}$ ; d'après Will, celle de l'humus de chêne  $C_{24} H_{18} O_{18}$  (Schulze, Lehrb. d. Chem. f. Landw., II, 234; 2<sup>me</sup> partie, 28). D'après Frémy la cuticule est de nature grasseuse; l'épiderme des feuilles d'Iris, pétales de *Camellia*, Pommiers, traitée par l'acide chlorhydrique, l'oxyde de cuivre ammoniacal, la potasse, l'alcool, l'éther et l'eau, se réduit à une membrane mince qui est la cuticule; sa composition est de :

$$C = 73,66$$

$$H = 11,37$$

$$O = 14,97$$

En chauffant cette substance on obtient des acides gras; sous l'influence de l'acide azotique bouillant il se développe de l'acide subérique; sous l'influence de la potasse, il y a saponification (Ann. des Sc. nat., 1859, XII, 334). Payen avait déjà trouvé dans l'épiderme (cuticule?) du *Cactus peruvianus* 9,09 % de graisse (outre 13 % de matière azotée, 2,66 % d'acide silicique, 6,67 % de sels, et 68,58 % de cellulose (Ann. des Sc. nat., 1856, V).

<sup>2</sup> Karsten, Bot. Zeitung, 1857, p. 313. Wigand, l. c., 170 et Bot. Zeitung, 1850, p. 426.

draient directement d'une transformation de la cuticule; celle-ci de son côté dérive de la cellulose; d'abord de nature subéreuse, elle devient peu à peu soluble dans l'alcool et fusible à un certain degré de chaleur. L'auteur n'a pas examiné si la cuticule suffirait pour produire les masses considérables de cire qui recouvrent ces végétaux. Le fait que les membranes cellulaires ne sont pas perméables pour la cire ne prouve point que ces substances ne viennent pas de l'intérieur de la cellule; nous connaissons trop peu les propriétés endosmotiques de la cellulose pour pouvoir décider la question. Les arguments invoqués par Wigand à l'appui de sa théorie ne sont pas non plus fort concluants. Malgré cela, je ne repousse point cette idée de prime abord; je prétends seulement qu'elle n'est point absolument prouvée.

Karsten et Wigand<sup>1</sup> ont également admis la transformation des membranes cellulaires en résine; ce dernier pense que les membranes cellulaires des tissus les plus divers peuvent subir cette métamorphose.

Dippel<sup>2</sup> conteste la chose au moins pour l'*Abies pectinata*. Mais comme il prétend que ce sont les grains d'amidon qui produisent la résine, que les membranes ne jouent qu'un rôle secondaire dans cette opération, la contradiction n'est peut-être pas aussi évidente qu'elle semblait au premier abord. Si les grains d'amidon se transforment en résine, la cellulose peut bien suivre le même chemin. En tous cas les observations de Wigand, dans lesquelles cet auteur a vu les membranes disparaître et être remplacées par de la résine, n'ont point été contredites<sup>3</sup>.

Jetons encore avant de terminer un regard sur les substances du groupe pectique<sup>4</sup>. La pectose dont elles dérivent toutes entre probablement dans la constitution des membranes. La pectine (la première du groupe après la pectose) peut fort bien dériver de la cellulose; rien, ni dans ses qualités physiques, ni dans sa formule chimique ne s'oppose à cette hypothèse. D'après d'anciens travaux de Frémy<sup>5</sup>, dans les fruits qui mûrissent la pectine augmente tandis que la cellulose diminue (dans les poires d'hiver de 17,7 % à 3,4 %.)

<sup>1</sup> Voy. l. c., de plus, sur la formation de la résine: H. von Mohl, Bot. Zeitung, 1859, n<sup>o</sup> 39-40.

<sup>2</sup> Dippel, Bot. Zeitung, 1863, p. 256.

<sup>3</sup> Wigand, Jahrb. f. wiss. Bot. III, 164.

<sup>4</sup> Voy. Fr. Schulze, Lehrb. d. Chem. f. Landw., II, 191. D'après Frémy la formule de la pectine serait:  $C_{64}H_{48}O_{64}$  (ou  $C_4H_3O_4$ ).

<sup>5</sup> Frémy, Comptes rendus, XLVIII, 203.

D'après Mulder <sup>1</sup>, les parois des cellules de l'épiderme, du collenchyme et du parenchyme d'*Opuntia brasiliensis*, du collenchyme de *Sambucus nigra*, la paroi extérieure des vaisseaux lactificères de l'*Euphorbia Caput-Medusæ* seraient composées d'un mélange de cellulose et de pectose. D'après Frémy, les couches internes des membranes cellulaires seraient formées de pectose dans les racines qui produisent de la pectine. D'après Kabsch <sup>2</sup>, ce sont les couches externes des membranes cellulaires de *Daucus Garota* qui se transforment en pectose. Enfin, suivant Vogel <sup>3</sup> : « La substance intercellulaire de la racine du *Taraxacum officinale* et du *Podospermum Jacquinianum* est due à une transformation chimique graduelle et centripète des membranes cellulaires; le produit en est de la pectose. » Il dit aussi plus loin : « Les vaisseaux lactificères dans ces deux plantes se forment par la fusion de cellules conductrices (cambiformes et criblées) voisines. La fusion est précédée de la transformation des membranes en pectose. » Mais toutes ces données ne sont point prouvées et il faut des recherches approfondies, exécutées avec l'aide de méthodes micro-chimiques perfectionnées pour que ces transformations prennent rang de faits positifs et prouvés.

<sup>1</sup> Mulder, Versuch einer allgem. physiol. Chemie, 1844, p. 498 et 514.

<sup>2</sup> Kabsch, Jahrb. f. wiss. Bot., III, 368.

<sup>3</sup> Vogel, Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss. Wien, 1863, XLVIII, 689.

## XI

**MIGRATION DES SUBSTANCES**

## CHAPITRE ONZIÈME

**Transport des principes plastiques à travers les tissus.**

§ 100. *Introduction.* Les fonctions vitales des cellules même les plus simples ne peuvent pas s'accomplir sans l'intervention constante de mouvements des molécules.

Lorsque d'un spore ou d'un grain de pollen sort le tube germinatoire, le protoplasma se porte vers l'extrémité où se produisent de nouvelles molécules de cellulose et la cavité primitive reste vide : la croissance n'est ici que le mouvement de certaines molécules dans une certaine direction et leur séparation les unes des autres. La germination des graines de phanérogames peut être ramenée au même type : le protoplasma des cotylédons et de l'endosperme se porte à l'extrémité de la racine et de la tige, là où se produisent de nouvelles membranes cellulaires ; la jeune plante se compose des mêmes principes qui existaient déjà dans la graine ; le phénomène de la croissance se réduit donc encore ici à un transport de ces principes et à la séparation de molécules de nature différente. Les mêmes phénomènes se retrouvent dans le développement des tubercules, des bulbes et des bourgeons : les substances emmagasinées dans les organes persistants en sortent et les jeunes organes ne sont que le produit du nouveau

groupement de leurs molécules. Lorsqu'une cellule isolée d'une algue à chlorophylle assimile, l'acide carbonique et les sels dissous dans l'eau pénètrent dans son intérieur ; quant aux molécules d'oxygène qui sont mises en liberté, les unes se dissolvent dans l'eau, les autres montent jusqu'à sa surface sous forme de bulles. Pendant ce temps la chlorophylle produit de l'amidon qui se groupe sous forme de grains, autour de certains points ; mais ceux-ci ne demeurent pas longtemps en place, car la cellule se divisant bientôt, ils se dissolvent dans le protoplasma en se transformant en huile ; ou bien ils gardent leur forme et sont simplement charriés par le protoplasma vers d'autres points. Tôt ou tard ils servent à la production de cellulose. Ainsi déjà dans une cellule isolée nous trouvons quelques traces de la division physiologique du travail entre les organes élémentaires ; la chose est bien plus complète chez les cryptogames supérieures et les phanérogames, où les organes chargés des différentes fonctions sont nettement séparés les uns des autres ; aux racines incombe l'absorption de l'eau et des principes minéraux ; la tige et ses appendices (pétioles, nervures) les conduisent jusqu'aux feuilles ; celles-ci à leur tour absorbent au soleil de l'acide carbonique, créent de l'amidon et mettent en liberté de l'oxygène. Dès qu'elles ne croissent plus elles-mêmes, le produit de leur assimilation est transporté dans d'autres parties de la plante ; c'est par les nervures et les pétioles qu'il arrive à la tige : de là il est dirigé vers les organes qui croissent (bourgeons et racines), ou vers les organes persistants dans lesquels il s'emmagasine.

En niant le transport constant de substances à travers la plante, on est nécessairement amené à supposer que chaque principe est créé de toutes pièces à la place même où nous le rencontrons. Je n'ai pas besoin de m'étendre là-dessus ; une pareille erreur n'était possible que dans les débuts de la physiologie végétale. Par contre, il n'y a pas longtemps qu'on est un peu au clair sur les raisons qui, soit dans une cellule, soit dans une plante, rendent un certain mouvement nécessaire. Nous ne pouvons plus nous borner, comme on le faisait autrefois, à chercher la preuve de ces faits dans la section d'un anneau d'écorce et dans ses conséquences<sup>1</sup> ; nous devons chercher à nous appuyer de faits plus généraux et plus directement liés à la vie végétale. Une des meilleures preuves physiologiques se trouve dans le phénomène même de l'assimilation ; les combinaisons carbonées qui se rencontrent partout dans la plante ne peuvent être créées

<sup>1</sup> Il est fort possible qu'au début, ce soient en effet les conséquences de la section d'un anneau d'écorce qui aient amené à l'hypothèse d'un courant descendant depuis les feuilles ; mais bien que cette expérience soit fort intéressante, nous ne pouvons plus y attacher maintenant la même importance qu'autrefois.

que dans les cellules à chlorophylle, sous l'influence d'une lumière suffisante. Par conséquent, tous les tissus qui échappent à ces deux conditions reçoivent leurs éléments de points plus ou moins éloignés, et un mouvement des principes élaborés devient nécessaire. Les plantes sans chlorophylle, parasites ou non, sont dans la même position; les combinaisons carbonées leur viennent, pour les unes de plantes vivantes, pour les autres des restes de plantes mortes. Ainsi les mouvements de principes élaborés se trouvent être une conséquence directe de la division du travail de l'assimilation.

§ 101. *La direction* suivant laquelle se meuvent les principes élaborés plastiques varie suivant les circonstances. On peut distinguer trois cas principaux; les principes élaborés sont transportés : a) du point où ils ont été produits à celui où ils sont employés; b) du point où ils ont été produits à celui où ils sont emmagasinés; c) du point où ils sont emmagasinés à celui où ils sont employés. Suivant la position relative des trois classes d'organes, ces mouvements sont ascendants, descendants ou horizontaux. Dans les arbres et dans les plantes à organes persistants souterrains (bulbes, tubercules, rhizomes, etc.), la plus grande partie des principes élaborés descend pour être emmagasinée; au printemps elle remonte vers les bourgeons; dans les plantes monocarpes au contraire, les principes élaborés remontent vers les fruits; dans les rameaux et dans les racines latérales, dans les stolons, les courants qui se dirigent vers le point de végétation sont horizontaux.

Ordinairement les principes élaborés se meuvent simultanément dans différentes directions; ainsi dans les pommes de terre, une partie de l'amidon remonte vers les baies, tandis que le reste descend vers les tubercules; chez les arbres, les principes élaborés s'accumulent à la fois dans les fruits et dans la tige.

Pendant la germination, les principes contenus dans l'endosperme ou les cotylédons descendent d'abord en grande partie vers la racine; plus tard, au moment de l'épanouissement des feuilles, ils remontent vers le bourgeon.

Les mêmes faits relatifs à l'assimilation qui justifient les mouvements de principes élaborés expliquent aussi leurs directions. L'ancienne expression de « sève descendante » non plus que celle de « courant de sève » ne sont rigoureusement exactes.

§ 102. *La nature chimique* des principes charriés à travers les tissus ressort des faits exposés dans le chapitre précédent; ce sont avant tout des matières albumineuses pour le protoplasma des nouveaux organes, des hydrates de carbone et des substances grasses



pour leurs membranes ; ce seront aussi des combinaisons dont le rôle direct dans la croissance n'est pas connu, telles que les bases et les acides minéraux ; par exemple l'acide phosphorique qui accompagne invariablement l'albumine et la potasse qui semble liée à la production de l'amidon, s'y rencontreront toujours.

Pendant la germination nous pouvons suivre pour ainsi dire pas à pas les migrations des principes élaborés ; à mesure qu'ils diminuent dans l'endosperme ou les cotylédons, nous les voyons remplir les cellules rapprochées du point de végétation de la tige, de la racine et des feuilles ; nous pouvons même reconnaître leur présence dans certaines séries de cellules intermédiaires, et cela jusqu'au moment de l'évacuation complète de l'organe persistant. Des phénomènes absolument analogues se passent lors de la germination des tubercules (pommes de terre) : les principes qui y sont accumulés diminuent peu à peu et on les rencontre constamment dans certaines séries de cellules s'étendant jusqu'aux points où ils sont utilisés.

Nous n'avons aucune raison pour douter de l'identité des molécules d'amidon et d'albumine que nous rencontrons au point de végétation, avec celles qui étaient dans les organes persistants ; et lorsque nous les trouvons dans les séries de cellules intermédiaires, c'est au milieu même de leur mouvement que nous les saisissons.

Lorsque les cotylédons, l'endosperme ou les tubercules renferment des matières grasses, l'application de notre théorie devient un peu plus compliquée, puisque ces substances se transforment en chemin en amidon et en glycose. Un instant de réflexion ne permet cependant pas de conserver le moindre doute sur la signification de ces faits ; de même que dans le cas précédent, l'huile diminue sans cesse dans l'organe persistant à mesure que les parties qui s'accroissent emploient de l'amidon et du sucre ; les séries de cellules intermédiaires charrient toujours. Nous sommes donc forcément amenés à reconnaître qu'ici une transformation chimique est liée avec le transport des principes élaborés. L'huile semble même dans certains cas changer de place sans changer de nature : du moins les observations de Peters (tablelle n° 2) montrent que pendant la germination de la courge, l'huile a constamment augmenté dans la racine, bien qu'une partie fût constamment transformée en amidon et en sucre ; j'ai fait des observations analogues sur la germination des graines de l'oignon.

Lorsque les principes élaborés sont du sucre de canne ou de l'i-

nuline, des complications analogues se font jour ; la betterave ne renferme absolument que du sucre de canne ; les jeunes feuilles sont pleines d'amidon qui disparaît pendant leur croissance ; ainsi le transport est encore ici accompagné d'une transformation chimique ; il en est exactement de même dans les tubercules remplis d'inuline comme ceux du dahlia. Les molécules de cellulose de l'endosperme de la datte passent sous forme de glycose dans le suçoir du germe ; en traversant celui-ci et se dirigeant vers le point de végétation, elles deviennent de l'amidon, puis reprennent enfin la forme de cellulose.

Nous retrouvons dans les plantes feuillées des rapports analogues à ceux que nous ont offerts les germes ; dès que les provisions accumulées dans la graine sont épuisées, les feuilles y suppléent, avec cette différence qu'elles créent à mesure les principes élaborés qu'elles fournissent à la plante ; les racines et les bourgeons n'ont point d'autre source d'où tirer leurs matériaux organiques, puisque ce sont les feuilles seules (ou les organes à chlorophylle qui en jouent le rôle) qui peuvent en produire, aux dépens de l'acide carbonique, de l'eau, etc. Depuis les bourgeons et les racines des plantes feuillées, on peut poursuivre dans certaines couches de tissu, l'albumine et l'amidon, à travers la tige, le pétiole et les nervures des feuilles ; ainsi les cellules du mésophylle dans lesquelles l'amidon est produit, sont mises en relation directe avec les points où celui-ci est employé (bourgeons) ou emmagasiné (tubercules, rhizômes).

Ces migrations peuvent être, comme dans le cas précédent, accompagnées de transformations chimiques ; cette hypothèse aide même à mieux comprendre certains cas. Ainsi l'amidon créé dans le mésophylle de la betterave se transforme en glycose dans le pétiole et en sucre de canne dans la racine ; dans les dahlias et les topinambours l'amidon devient de l'inuline avant de pénétrer dans les racines ; chez le maïs, l'amidon semble devenir dans la tige sucre de canne et sucre de raisin, pour reparaître dans l'endosperme sous forme d'amidon. L'huile de la tige des hépathiques provient aussi de l'amidon des feuilles. D'après Luca, de la mannite serait produite dans les feuilles d'olivier et se transformerait en huile dans les fruits ; je n'ai pas pu reconnaître si l'amidon était à la base de ces métamorphoses ; s'il n'y est pas, l'olivier serait semblable à l'*Allium Cepa*, dans les feuilles duquel on ne trouve jamais que de la glycose qui s'emmagasine dans le bulbe.

Tout ce qui précède, on doit le reconnaître, ne vient guères à l'appui de cette idée d'Hartig, d'après laquelle il existerait dans la feuille une sorte de mucus qu'il désigne sous le nom de « sève de formation » ou « matière organique à son premier état. » Ces vues ne sont point d'accord avec la chimie organique actuelle; ce prétendu mucus devient d'ailleurs parfaitement superflu, lorsqu'on a reconnu la signification des principes déterminés que renferme la feuille, et qu'on a, de plus, admis qu'en traversant la plante ils peuvent subir différentes métamorphoses.

H. von Mohl reconnaissait déjà que l'amidon de la chlorophylle peut passer dans d'autres organes <sup>1</sup>: « Si l'on cherche, » dit-il, « l'utilité de ce dépôt d'amidon, on trouvera peut-être qu'il est là comme une provision de nourriture; dans les plantes annuelles, il servira au développement des fruits, et dans les plantes vivaces, il sera emmené dans la tige et mis là en réserve pour le printemps suivant. La quantité d'amidon que renferme un arbre de grande taille peut être très-considérable, etc. » Ainsi que je l'ai indiqué dans le chapitre précédent, je ne crois pas que l'amidon se transporte en une seule fois dans la tige; je crois plutôt qu'il y a un courant constant (v. § 90 et 91). Payen pensait déjà que l'amidon n'est pas toujours créé là où nous le rencontrons, mais y a été amené <sup>2</sup>. « L'amidon, » dit-il, « contenu en abondance dans les légumes du pois, de la fève, n'y a pas toujours existé; il y a un moment où il voyage à travers les tissus pour venir s'emmagasiner dans ces organes, et surtout dans les cotylédons. »

Nägeli <sup>3</sup>, qui n'a pas attaché grande importance à ce problème, semble toutefois partager cette idée. Hartig <sup>4</sup>, par contre, pense que ce mucus qu'il a trouvé dans les feuilles est charrié à travers l'écorce, et en arrivant au point où il doit s'arrêter, se transforme en amidon, inuline, gluten, etc.; cette théorie est précisément en contradiction avec la distribution de ces principes dans les tissus.

§ 103. *Les tissus conducteurs.* Il y a dans toutes les plantes à partir des mousses au moins deux sortes de tissus destinés au transport des principes élaborés de nature plastique: a) les cellules allongées et à parois minces des faisceaux fibro-vasculaires sont surtout destinées au transport des matières azotées; b) le parenchyme de l'écorce ou de la moelle et surtout les couches les plus rapprochées des faisceaux fibro-vasculaires, charrient les substances non azotées (amidon, sucre, inuline, huiles grasses, acides, mannite). Dans les plantes dont l'organisation est la plus élevée, il s'y joint un troi-

<sup>1</sup> H. von Mohl, *Vermischte Schriften*, p. 360.

<sup>2</sup> Payen : *Sur l'amidon*, *Ann. des Sc. nat.*, 1838, p. 212.

<sup>3</sup> Nägeli, *Stärkekörner*, p. 290.

<sup>4</sup> *Bot. Zeitung*, 1862, p. 82, 83.

sième agent, le bois dont les éléments parenchymateux servent de dépôt pendant les périodes de repos ; au printemps leur contenu est utilisé par les bourgeons. Les vaisseaux lactificères contiennent des combinaisons azotées, des hydrates de carbone et des matières grasses qui se meuvent librement à travers la plante.

Dans mon mémoire : « Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen » (Flora, 1863, n° 3), j'ai donné un résumé des ouvrages les plus nouveaux sur le sujet qui nous occupe. J'attache maintenant encore moins d'importance qu'alors aux expériences d'annulation pratiquées sur les dicotylédones ligneuses ; je pense que les fonctions des organes que j'ai désignés comme tissus conducteurs, sont suffisamment prouvées par le mode de distribution des principes élaborés dans la plante, par leur apparition et leur disparition dans certaines cellules, par le fait enfin qu'ils ne sont pas toujours créés, mais amenés, là où nous les rencontrons. Ma manière de voir me semble d'accord avec les faits connus ; elle ne s'appuie que sur la connaissance de la distribution des principes élaborés dans les tissus et sur les conditions générales de l'assimilation. Les anciennes recherches sur la sève descendante s'étaient limitées aux plantes dicotylédones ligneuses ; les conclusions tirées des expériences d'annulation étaient toujours incertaines ; par la solution de continuité de l'écorce, les fonctions de différents tissus se trouvaient troublées, et comme on ne savait pas quelles cellules remplissaient le rôle de tissus conducteurs dans l'écorce, on ne pouvait pas appliquer ces observations à des plantes d'une structure différente. C'est H. von Mohl<sup>1</sup> qui, le premier, a attribué à un organe particulier (cellules à parois minces des faisceaux) les fonctions de tissus conducteurs (*vasa propria* des monocotylédones, « Siebzellen » de Hartig, « Gitterzellen » de Mohl) ; il s'appuie sur le fait que le contenu muqueux de ces cellules est toujours riche en matières protéiques. Caspary<sup>2</sup> fit remarquer que chez beaucoup de phanérogames, les *vasa propria*, les cellules criblées sont remplacées par des cellules allongées, à parois lisses (plantes aquatiques), remplies de substances protéiques. Leur longueur lui fait penser qu'elles sont chargées du transport des principes, et ainsi il les rattache, comme Mohl, au système de la « sève descendante ; » il leur attribue le nom de cellules conductrices (*Leitzellen*).

J'ai adopté cette dénomination pour tous les tissus homologues, et je l'ai employée dans tous mes travaux. Malheureusement plus tard, Caspary<sup>3</sup> a cherché à faire adopter sans raison suffisante ce mot à la place de celui de : « faisceaux fibro-vasculaires, » connu depuis bien plus longtemps. Comme je ne veux pas risquer d'être mal compris, je laisse de côté l'expression de Caspary, qui a perdu sa netteté primitive, et j'emploierai

<sup>1</sup> H. von Mohl, Bot. Zeitung, 1855, p. 897.

<sup>2</sup> Caspary, Jahrb. f. wiss. Bot., Band I, p. 381.

<sup>3</sup> Caspary, Monatsberichte der k. Akad. der wiss. Berlin, 10 Juli 1862. « Les faisceaux fibrovasculaires, dit-il, charrient bien quelque chose : des gaz. » Il y aurait alors dans la plante bien d'autres cellules qui mériteraient ce nom.

les termes plus positifs de : « cellules cambiformes » (Nägeli) et de : « cellules criblées » (Gitterzellen, Mohl, et Siebröhren, Hartig)<sup>1</sup>.

J. Hanstein<sup>2</sup> est le premier qui ait essayé de démontrer expérimentalement les fonctions des tissus ci-dessus nommés, dans le transport de la « sève plastique. » Il enlevait un morceau d'écorce sur un rameau détaché de dicotylédones fort diverses ; les résultats différaient beaucoup suivant la structure anatomique. Dans les espèces chez lesquelles la moelle ne renferme ni faisceaux fibro-vasculaires, ni cellules cambiformes ou criblées, il ne se produisait au-dessous de l'anneau d'écorce pas ou presque pas de racines ; au-dessus, au contraire, il en poussait beaucoup (fig. 41) ; *N* est le niveau de l'eau dans laquelle plongeait le rameau<sup>3</sup>. Ainsi, dans ces cas, les substances nécessaires à la production des racines ne pouvaient passer qu'à travers l'écorce ; c'est donc là qu'il fallait chercher les tissus conducteurs. Il n'en fut pas de même avec des rameaux chez lesquels la moelle renfermait des faisceaux fibro-vasculaires (Piper medium, Peperomia blanda, Mirabilis Jalappa, Amaranthus sanguineus) ; la sève nécessaire à la formation des racines ne fut point arrêtée par l'annulation ; elles poussèrent abondamment au-dessous de la blessure, presque pas au-dessus. C'est donc dans les faisceaux fibro-vasculaires de la moelle qu'il fallait chercher ici les éléments du tissu conducteur. L'expérience faite sur des monocotylédones donna des résultats tout à fait analogues (Dracæna purpurea, Philodendron, Stenotaphrium glaucum, Tradescantia Selloi). La moelle du Nerium Oleander, du Cestrum nocturnum, du Solanum dulcamara, de la Vinca minor et de l'Hoya carnosa ne renferme pas des faisceaux fibro-vasculaires complets, mais seulement des séries de cellules cambiformes et criblées ; cela suffit pour que les racines continuent à pousser au-dessous de l'anneau. C'est donc à ces cellules, qu'elles se trouvent dans la moelle ou dans l'écorce, qu'est confié le transport des principes

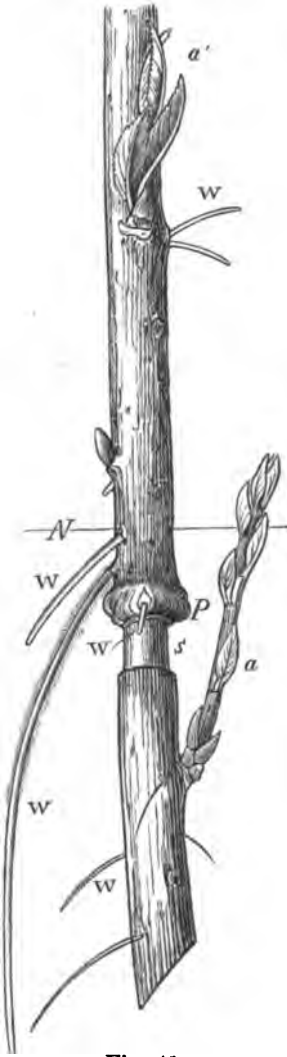


Fig. 41.

<sup>1</sup> Peut-être pourrait-on adopter le terme général de : « cellules à mucus » (schleimführende Zellen).

<sup>2</sup> Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot. II, et : Die Milchsaftgefäße, etc. Berlin, 1864, p. 56.

<sup>3</sup> Le bourrelet *P* n'est pas dû à une formation ligneuse, mais à une foule de petites racines encore cachées dans l'écorce.

élaborés; Hanstein pense qu'elles sont seules à remplir cette fonction, et que le parenchyme n'y prend aucune part.

Dans mon mémoire (Flora, 1863, p. 41), je me suis élevé contre ces conclusions; en effet, disais-je, si ces séries de cellules sont les seuls organes du transport des principes élaborés, on y devrait trouver non-seulement du mucus azoté, mais aussi de l'amidon. C'est ce qui n'arrive jamais, tandis qu'au contraire certaines couches parenchymateuses regorgent d'amidon, et les mêmes raisons doivent faire supposer qu'il n'est là que passagèrement. J'admets comme un principe parfaitement absolu que tout organe a besoin pour sa production de deux substances différentes, l'une non azotée (amidon, sucre, graisse, inuline), l'autre azotée et de nature albumineuse. Puisque dans l'expérience de Hanstein, des séries de cellules cambiformes de la moelle de Nerium ou de Solanum ne contenaient que la seconde de ces substances, une autre partie du tissu devait agir en même temps et amener la première; les couches de parenchyme les plus rapprochées des cellules cambiformes sont toujours, dans ces plantes, pleines d'amidon. En résumé, l'expérience de Hanstein nous apprend que lorsque la moelle ne contient pas de cellules cambiformes ou criblées, il ne se produit pas de racines au-dessous de l'anneau d'écorce, parce qu'il n'y arrive pas de substance azotée; lorsqu'au contraire elle en contient, la production des racines est la conséquence de l'arrivée soit des substances azotées, soit de l'amidon à travers les couches parenchymateuses. Dans les dicotylédones dont la moelle ne renferme pas de faisceaux, on enlève avec l'anneau d'écorce les couches parenchymateuses à amidon qui accompagnent toujours les cellules cambiformes; le transport des deux substances est donc interrompu, et nous n'apprenons rien du rôle spécial de chacun des tissus. Il faut surtout voir dans cette expérience la preuve de l'importance du rôle des cellules cambiformes dans le transport des principes élaborés. Le parenchyme en charrie une espèce, les séries de cellules à parois minces une autre, et les deux se complètent. Si l'une des deux manque, l'effet de l'autre est nul. Lorsque, dans l'expérience de Knight, l'annulation pratiquée sur une tige de pomme de terre n'empêche pas absolument la production de tubercules, il ne s'ensuit pas que les cellules cambiformes de la moelle charrient seules les principes plastiques, mais seulement qu'elles en charrient quelques-uns; les autres (amidon et glycose) passent par le parenchyme de la moelle. Le même raisonnement s'applique aux monocotylédones. Lorsque la panicule du maïs se remplit d'amidon et d'albumine, on ne rencontre que cette dernière substance dans les faisceaux de la tige; par contre, certaines couches parenchymateuses partant des organes d'assimilation sont pleines d'amidon; quoi de plus simple que d'admettre que ces deux sortes de cellules appartiennent aux tissus conducteurs, et qu'elles sont consacrées chacune à une classe de substances; à mesure qu'approche la maturité de l'épi, les matières albumineuses disparaissent des vaisseaux poreux, et en même temps l'amidon diminue dans le parenchyme.

La continuité des couches parenchymateuses à travers la plante est tout aussi importante que celle des séries de cellules criblées.

Il est des cas où ceux qui veulent faire des couches cambiformes ou criblées, les seuls tissus conducteurs sont bien forcés d'admettre un mou-

vement des hydrates de carbone à travers le parenchyme : c'est lorsque de l'amidon, du sucre, etc., se rencontrent dans des couches parenchymateuses éloignées des cellules cambiformes (Flora, 1863, p. 51). Il faut supposer que la sève des cellules conductrices traverse le parenchyme et s'y transforme en amidon, sucre, etc., ou bien que ces combinaisons se séparent de la sève dans les cellules conductrices elle-mêmes et pénètrent dans le parenchyme. Si la cellule où nous avons trouvé de l'amidon se trouve séparée par dix autres cellules des couches cambiformes, ces dix cellules intermédiaires ont rempli les fonctions de tissu conducteur que l'hypothèse primitive refusait au parenchyme. Si l'on veut soutenir que les fonctions de tissu conducteur ne regardent le transport des substances que dans le sens longitudinal et non pas dans le sens transversal (comme c'est le cas ici), on tombe dans des complications inextricables. Dans les tiges où les couches parenchymateuses à amidon sont continues, il faudrait donc admettre que l'amidon est arrivé dans chaque cellule suivant la direction du rayon, et qu'ensuite, pour continuer sa marche, il doit repasser dans le faisceau cambiforme (où rien ne révèle sa présence). Ainsi la théorie d'après laquelle les cellules cambiformes et criblées à contenu alcalin seraient les seuls organes conducteurs mène, lorsqu'on en tire ses conséquences logiques, à des contradictions et à des impossibilités.

Il ne faut pas croire que la division du travail entre les deux espèces de tissus conducteurs soit parfaitement absolue : les cellules cambiformes peuvent occasionnellement contenir un peu d'amidon, de même qu'on peut dans les cellules parenchymateuses rencontrer un peu d'albumine, mais ce n'est jamais qu'en petite quantité et momentanément.

Le bois agit aussi comme tissu conducteur : dans les plantes vivaces, les cellules ligneuses se remplissent avant l'hiver d'amidon<sup>1</sup>, de sucre de canne (érable) qui y sont évidemment amenés puisqu'il n'est pas question là d'assimilation ; ces substances disparaissent au moment de la poussée du printemps. Elles sont emmenées à travers le bois lui-même, car, comme Hartig l'a montré, l'enlèvement d'un anneau d'écorce n'empêche point leur passage. « Dans tous les arbres mis en expérience avant le 30 juin, » dit-il<sup>2</sup>, « l'amidon disparaissait entièrement de la racine et des parties inférieures du tronc. Il n'en était point de même dans les arbres coupés à la même époque. On peut donc conclure que les principes élaborés sont emmenés par la sève ascendante jusqu'au haut des arbres et utilisés là pour le développement des bourgeons. »

L'observation microscopique montre que les cellules ligneuses remplies de principes élaborés ne contiennent presque pas de substance azotée ; il en est de même de la sève qui s'en écoule au printemps ; ainsi le corps ligneux est de même que le parenchyme particulièrement affecté au transport des substances non azotées. Ces vues sont confirmées par des expériences d'Hanstein. Elles montrent que la sève qui a traversé le corps ligneux n'est pas capable à elle seule de nourrir les jeunes rameaux, il faut qu'elle soit accompagnée de la sève des couches internes de l'écorce

<sup>1</sup> Carl Sanio, Untersuchungen über die im Winter stärkeführenden Zellen des Holzkörpers dicotyler Holzgewächse. Halle, 1858.

<sup>2</sup> Hartig, Bot. Zeitung, 1858, p. 338.

(tissu cambiforme et criblé) riches en principes azotés. « Lorsque l'on enlève à de jeunes rameaux un anneau d'écorce avant l'épanouissement des bourgeons, ceux-ci se développent au-dessous de la blessure mieux qu'au-dessus. Si l'anneau se trouve très-rapproché (1 ou 2 pouces du sommet du rameau, les bourgeons placés au-dessus meurent sans se développer.

Il s'ensuit que la sève qui monte au printemps à travers le bois en y récoltant les principes élaborés qui y sont accumulés ne suffit pas au développement des jeunes pousses ; il faut qu'elle soit accompagnée d'une autre sève qui est contenue dans l'écorce et qui à travers l'écorce seule peut arriver jusqu'aux bourgeons '. » Et plus loin : « Toutes ces expériences montrent que l'amidon, le sucre, la gomme (?) contenus dans la sève au printemps ne suffisent pas au développement des parties nouvelles. Il faut évidemment que l'écorce fournisse aussi la sève protéique si abondante dans certaines de ses cellules et qui ne se trouve jamais dans le bois. Le parenchyme situé immédiatement au-dessous des bourgeons contient assez de provisions pour les premières phases de leur développement. »

Les vaisseaux lactificères<sup>2</sup> et les organes homologues jouent évidemment un rôle dans le transport des principes élaborés plastiques ; ils en contiennent toujours en abondance et sont des voies de communication ouvertes, entre les organes assimilants et ceux qui s'accroissent. Quant à l'hypothèse d'un courant continu dans leur intérieur, émise par Schulz et réfutée par Mohl, j'ai à peine besoin d'en parler. Lors même que les vaisseaux lactificères contiennent à côté de l'albumine, des hydrates de carbone et des matières grasses, des principes excrétoires tels que le caoutchouc ou le tannin, cela n'empêche pas les combinaisons utiles à la plante de les traverser jusqu'aux points où elles sont employées.

D'après Boussingault<sup>3</sup>, le suc laiteux du *Carica Papaya* se coagule à l'air et contient une substance azotée analogue à la fibrine, du sucre, de la cire et une résine. Le suc laiteux du *Galactodendron dulce* se rapproche du lait de vache ; il ne se coagule pas sous l'influence des acides, se recouvre par l'échauffement de pellicules et laisse comme résidu de l'évaporation, une substance analogue à la fibrine, des gouttes huileuses, une graisse fusible à 60° C., des cendres et quelques traces d'acide libre. Le suc jaune et vénéneux de l'*Hura crepitans* produit sous l'influence des acides minéraux un précipité blanc, glutineux ; en putréfaction il se conduit comme la caséine et contient à côté du malate de potasse, de chaux et du salpêtre, une huile irritante. Weiss et Wiesner<sup>4</sup> ont trouvé dans le suc laiteux coagulable d'*Euphorbia platyphyllos* 2,02 % d'albumine et d'amidon non dissous, 0,51 % des mêmes substances dissoutes, 1,33 % de graisse, 6,41 % de sucre et de principes extractifs (de plus, 2,15 % de gomme, 8,12 % de résine, 1,51 % de cendres<sup>5</sup>).

<sup>1</sup> Hanstein, Die Milchsaftgefäße, etc. Berlin, 1864, p. 55.

<sup>2</sup> Les vaisseaux lactifères peuvent fort bien recevoir à la fois les combinaisons nutritives et les principes excrétoires ; lorsque les premières sont rapidement employées à la croissance, les seconds peuvent augmenter beaucoup dans les canaux ; cela n'influe en rien le rôle que j'attribue à ces organes.

<sup>3</sup> Boussingault, Économie rurale, I, 117.

<sup>4</sup> Bot. Zeitung, 1862, p. 125.

<sup>5</sup> Karsten (Pogg. Ann. 1860, p. 516) a trouvé dans la sève de *Jatropha Curcas* du tannin, de l'albumine et une substance « cellulosique. »



Faivre a par des expériences soignées constaté que le suc laiteux de *Ficus elastica* est produit dans les feuilles, et indispensable au développement des bourgeons<sup>1</sup>. Il enlevait toutes les feuilles et tous les bourgeons; de nouveaux bourgeons poussaient mais le suc laiteux devenait toujours plus aqueux; les substances qu'il contenait étaient employées sans pouvoir être remplacées par les feuilles. Ces expériences ont montré aussi que le suc laiteux, qu'il passe par le centre ou par la périphérie de la tige, se dirige indifféremment vers le haut ou vers le bas. — Dans une *Ipomaea purpurea* dont les parties inférieures étaient exposées à la lumière et les supérieures maintenues dans l'obscurité, le suc laiteux des premières était blanc et épais; celui des organes étiolés, aqueux<sup>2</sup>.

De même que l'amidon, le suc laiteux semble abandonner peu à peu les parties les plus âgées d'une plante pour se concentrer dans les plus jeunes. Göppert<sup>3</sup> raconte que dans l'arrière-automne, dans diverses euphorbes, il n'y avait plus de suc laiteux que dans les portions externes de l'ombelle et dans les feuilles les plus jeunes. D'après Bernhardt, on trouve encore du suc laiteux dans les jeunes rameaux d'*Asclepias*, lorsqu'il n'y en a plus dans les parties plus âgées.

De la même façon, l'albumine disparaît des cellules à mucus des faisceaux fibro-vasculaires dans les organes de végétation âgés. — Nägeli<sup>4</sup>, lors de ses recherches sur les vaisseaux poreux de *Cucurbita*, avait déjà trouvé leur signification physiologique (comme celle des vaisseaux lactificères) dans le fait que, par leur moyen, la plante peut transporter d'un point à l'autre des substances insolubles. Hanstein, auteur des recherches anatomiques les plus exactes sur les vaisseaux lactificères<sup>5</sup>, compare également leurs fonctions avec celles des vaisseaux poreux. Dans les parties de la tige les plus jeunes, les vaisseaux lactificères remplaceraient les vaisseaux poreux qui ne sont pas encore formés. « Plus tard il n'en est plus ainsi; je crois plutôt avec Trécul que le suc laiteux devient un dépôt de principes élaborés mis en réserve pour plus tard. »

§ 104. La *direction* suivant laquelle les principes élaborés se meuvent dans chacun des tissus conducteurs paraît dépendre, moins de leur structure anatomique que de la position respective des organes assimilants et de ceux où les principes sont emmagasinés ou employés. Il est évident que l'albumine et l'amidon doivent traverser leurs cellules respectives dans les deux sens suivant les besoins de la plante; pendant la germination de la fève, par exemple, la jeune feuille tire ses principes nutritifs des cotylédons; ils remontent alors le long de la tige et du pétiole; plus tard c'est la feuille elle-même

<sup>1</sup> Faivre, Comptes rendus, 1864, LVIII, 959.

<sup>2</sup> Voyez les expériences peu conséquentes de Lestiboulois sur la quantité et la densité du suc laiteux tiré des diverses parties de la même plante. Comptes rendus, 1863, LVI, 421.

<sup>3</sup> Göppert, Wärmeentwicklung, 1830, 14.

<sup>4</sup> Botanische Mittheilungen: Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss., 1861.

<sup>5</sup> Hanstein, Die Milchsaftegefäße, 1864, p. 59.

qui crée des principes élaborés ; ils se dirigent vers le bourgeon en traversant cette fois le pétiole en sens inverse. Au moment de la germination de la pomme de terre, les principes élaborés partant des tubercules montent vers les bourgeons ; plus tard les feuilles sont développées et les combinaisons qu'elles produisent descendent vers les nouveaux tubercules ; enfin au moment de la maturation des fruits, une partie se dirige aussi vers la baie.

Dans les rameaux coupés, munis de bourgeons, l'extrémité inférieure se couvre de racines tandis que l'extrémité supérieure ne produit que des pousses feuillées. Les principes destinés à la production des racines descendaient donc, tandis que les autres montaient. On pourrait rattacher cela à l'organisation des tissus, si l'on ne savait pas que le sommet organique d'un rameau renversé dans la terre produit des racines, tandis que sa base se couvre de feuilles.

Chez les dicotylédones, le bourrelet ligneux se forme toujours au-dessus de l'anneau d'écorce qu'on a enlevé ; on pourrait croire que les substances qui le produisent ne peuvent cheminer que du sommet organique à la base organique : Knight<sup>1</sup> a prouvé le contraire en plantant le sommet en bas une tige de groseiller à laquelle il avait enlevé un anneau d'écorce : le bourrelet se forma toujours au-dessus de la blessure, par conséquent les principes élaborés suivirent ici une direction opposée à celle qu'ils avaient dans le cas précédent ; par contre elle resta toujours la même par rapport au sol. Dans les sapins dont les racines sont soudées à celles d'arbres de même espèce, la surface de section du tronc s'entoure également d'un bourrelet ; les substances qui descendaient jadis le long du tronc ont ici remonté<sup>2</sup>. (Göppert, Bot. Zeitung, 1846, p. 506. Dubreuil, Comptes-Rendus, XXVII, p. 387. *Pinus maritima*).

Tous ces faits montrent que, lorsque la position du point de végétation change par hasard dans une plante, les principes élaborés changent sans difficulté la direction normale de leurs mouvements. Si l'on détache d'un tronc d'arbre, une lanière d'écorce de manière à ce qu'elle ne tienne plus que par le sommet ou par la base, il se formera dans les deux cas du bois à la face intérieure.

<sup>1</sup> Knight, Philos. transac., 1804, p. 183.

<sup>2</sup> Les couches ligneuses de ces bourrelets fléchissent presque toujours un peu ; c'est-à-dire que sur la coupe longitudinale des troncs elles prennent une ligne concave ; cet effet est dû à la pesanteur à laquelle obéissent les jeunes cellules ligneuses, comme le font l'extrémité des racines ou l'hyménium des champignons.

Les principes nécessaires à cette production ont dû arriver dans un cas par le bas et dans l'autre par le haut de la lanière d'écorce. (Duhamel, *Phys. des arbres*, t. II, chap. III; Trécul, *Ann. des Sc. nat.*, 1853. Production du bois par l'écorce des arbres dicotylédones.)

Les principes élaborés accumulés dans le corps ligneux des arbres, le traverse également bien de haut en bas et de bas en haut et horizontalement. (Duhamel, l. c. p. 42, et Trécul, l. c. p. 196.)

Lorsqu'on enlève des lanières spirales d'écorce, ou qu'on entame le bois d'un trait de scie à différentes hauteurs jusqu'au milieu du tronc, les principes plastiques prennent une direction latérale oblique, ainsi que le prouvent les divers phénomènes de croissance qui en sont la conséquence et qu'il serait trop long de détailler ici <sup>1</sup>.

Enfin l'anatomie même des vaisseaux lactificères et la nature des forces motrices (voyez § suivant) suffisent à prouver que les substances qui y sont contenues peuvent se mouvoir de bas en haut, de haut en bas ou latéralement.

Les faits que j'ai déjà cités suffisent à eux seuls pour réfuter la théorie d'Hartig, qui veut que les cellules à mucus des faisceaux fibro-vasculaires (Bastkörper d'Hartig) charrient la « sève de formation » exclusivement de haut en bas et les cellules ligneuses de bas en haut. Il est heureusement possible d'échapper aux complications inextricables où nous entraînerait cette manière de voir. Les migrations de substances commencent évidemment dans les germes et les jeunes pousses bien avant la formation du bois; dans les plantes ligneuses, celui-ci s'arrête bien au-dessous du point de végétation, où les substances qu'il est sensé amener seraient surtout nécessaires. En outre, dans le bois des rameaux qui poussent très-activement à leur sommet, on ne trouve encore aucune trace de principes élaborés, tandis que ceux-ci abondent dans les tissus criblés et dans le parenchyme. La théorie d'Hartig ne s'applique pas mieux aux monocotylédones ligneuses, et pour les plantes qui n'ont pas trace de bois, elle n'a pas la plus légère vraisemblance (Mousses, Hydrilla, Ceratophyllum, etc.). D'ailleurs les expériences d'Hanstein prouvent suffisamment que, d'un côté les principes amenés aux bourgeons à travers le bois ne suffisent pas à leur développement <sup>2</sup>, et que d'un autre côté les vaisseaux poreux charrient la sève soit de haut en bas, soit de bas en haut.

Il est hors de doute que les vaisseaux poreux aussi gros que nombreux et les cellules cambiformes des faisceaux fibro-vasculaires de Cucurbita sont destinés au transport des principes albumineux, tandis que le parenchyme environnant charrie de l'amidon et du sucre. La masse de principes albumineux et amylicés qui, en 6 ou 8 semaines, s'accumulent dans

<sup>1</sup> Trécul, *Ann. des Sc. nat.*, 1854, I.

<sup>2</sup> Hanstein, *Die Milchsaftegefäße*, 1864, p. 54 et 55 (voir les phrases citées mot à mot au paragraphe précédent).

une grosse courge arrivent tous par le pétiole, et ils traversent les vaisseaux poreux et le parenchyme de bas en haut.

Enfin je puis citer ici mes expériences sur la floraison et la maturation des fruits dans un récipient obscur, les feuilles assimilantes restant à la lumière<sup>1</sup>. Puisque les boutons se développaient dans l'obscurité étant eux-mêmes en dehors de toute assimilation, il fallait que les principes élaborés venant des feuilles remontassent la tige jusqu'à ces organes; ils passaient à travers les vaisseaux poreux et le parenchyme; ainsi les cellules ligneuses ne sont pas les seules à charrier des principes élaborés de bas en haut.

On peut citer à l'appui de la théorie d'Hartig une observation de lui d'après laquelle<sup>2</sup> chez tous les arbres dépouillés d'un anneau d'écorce avant le 30 juin, l'amidon disparaît au-dessus de la blessure et n'y reparaît plus; si l'opération avait été faite après le 30 juin l'amidon était bien monté depuis les parties au-dessous de la blessure; mais il s'y était reformé en masses d'autant plus considérables que l'expérience avait commencé plus tard. « La grosseur des grains d'amidon montrait qu'ils étaient restés au degré de développement auquel l'annulation les avait surpris. » Lorsque plus loin Hartig dit que c'est aux dépens d'une sève qui provient des parties supérieures de l'arbre que se forment les dépôts de substances dans le bois, > il va trop loin; le parenchyme de l'écorce s'est trouvé atteint par l'annulation, et c'est à cela seulement qu'il faut attribuer l'absence d'amidon dans le bois au-dessous de la blessure.

§ 105. *Les forces motrices.* Cherchons maintenant à nous rendre compte des causes qui rendent possible le transport des principes élaborés plastiques, d'un point à l'autre dans l'intérieur de la plante. Il faut d'abord laisser de côté l'hypothèse d'une sève originelle unique, baignant l'intérieur de la plante et dont les parties constituantes si différentes les unes des autres seraient mues par la même cause. Cette manière de voir se trouve déjà réfutée par tout ce que j'ai dit, soit dans ce chapitre, soit dans le précédent. De même que les principes nutritifs inorganiques que la plante tire du sol ne forment pas une sève uniforme ( « sève brute » ) qui pénètre dans la plante, de même aussi il faut laisser de côté toute idée d'un fluide particulier, la « sève descendante » qui baignerait l'intérieur de la plante. Ce sont les propriétés diosmotiques et l'emploi dans le végétal du salpêtre, du sulfate de magnésie, des phosphates, etc., qui déterminent la rapidité de leur absorption et leurs mouvements à travers la plante; il en est de même pour l'albumine, l'amidon, l'inuline, le sucre, les graisses, les bases et les acides végétaux. Les molécules de ces substances sont soumises à des forces de diffusion

<sup>1</sup> Voyez le chapitre sur la lumière § 15, et Bot. Zeitung, 1865, n° 15 et 17.

<sup>2</sup> Bot. Zeitung, 1858, p. 338.

particulières; leurs attractions moléculaires avec les différentes membranes varient; ainsi voilà déjà deux causes, la nature des principes et celle des tissus, qui agissent sur les mouvements. L'emploi d'une substance en un point, sa reproduction en un autre détruiront l'équilibre moléculaire du liquide qui baigne les tissus et deviendront ainsi des causes de mouvement.

Nous sommes loin de prétendre expliquer chaque cas spécial; le rôle que joue le protoplasma avec ses propriétés extraordinaires dans le transport des substances d'une cellule à l'autre est toujours un mystère; il nous empêche d'appliquer aux plantes vivantes, les résultats que nous tirons de nos expériences sur la diffusion faites avec des membranes mortes. Nous n'en pouvons extraire que quelques lois qui, dans leur sens le plus général, peuvent s'appliquer aux plantes vivantes; elles y sont toutefois soumises à des conditions qui nous sont en partie inconnues, et dont aucune ne se réalise dans nos expériences.

Nous admettons, par exemple, que la rapidité du mouvement d'une molécule soumise à la diffusion varie avec sa nature chimique et avec celle des membranes; que la diffusion elle-même varie avec l'énergie de la pression à laquelle sont soumis le liquide et les membranes. Sachant que la dialyse est un moyen artificiel de séparer, en profitant de leurs forces de diffusion, différentes substances dissoutes et mélangées, nous nous attendons à trouver cette propriété appliquée sur une grande échelle dans la plante, où des milliers de cellules se touchant toutes renferment des sèves de composition complexe: les substances mélangées dans une seule cellule se sépareront et en rempliront plusieurs. Au lieu d'attribuer à chaque cellule la propriété de créer les principes qu'elle contient, conception qui mène à des absurdités, nous regarderons la distribution des principes dans la plante comme la conséquence de mouvements nombreux et compliqués, mouvements que la dialyse explique en grande partie.

Les mouvements à travers des cellules closes de toutes parts sont les plus fréquents mais les plus difficiles à expliquer.

Il nous semble bien plus aisé de nous rendre compte de ceux qui ont pour théâtre les vaisseaux lactificères qui communiquent tous entre eux, et les vaisseaux poreux.

Les mouvements à travers les *vaisseaux lactificères* peuvent se rapporter à la masse entière; ou bien ce sont des forces moléculaires qui agissent à part sur chacune des substances dissoutes ou

suspendues dans la sève. Des mouvements dans la masse entière seront la conséquence : 1° De toute courbure ou torsion (telles que celles que produit le vent) infligée à une portion quelconque de la plante. Le suc laiteux sera par ce moyen poussé d'un organe dans un autre, pour reprendre plus tard sa place primitive. Des différences locales de composition se neutraliseront par les mélanges qui seront la suite de ces mouvements. 2° Par des différences dans la pression que les cellules environnantes exercent sur les vaisseaux lactificères ; par exemple, si l'évaporation s'accroît tout d'un coup, la tension des tissus diminue ; les vaisseaux lactificères augmentant de calibre attirent à eux la sève des parties plus comprimées. Dans les jeunes bourgeons qui utilisent les substances contenues dans les vaisseaux lactificères, il n'y a encore aucune tension ; les cellules sont absolument passives ; par contre dans les entrenœuds et les feuilles, elle est considérable et la pression ainsi exercée sur les vaisseaux pousse leur sève vers les parties les plus jeunes. 3° Des mouvements dans toute la masse du suc laiteux peuvent aussi être occasionnés par des variations de température en différents points des tissus, ainsi qu'Amici l'a prouvé par expérience<sup>1</sup>. D'après cet auteur, la simple approche de la main suffit, dans le *Chelidonium*, pour produire un courant dirigé vers les parties les plus froides. Comme entre les diverses parties de la plante il y a toujours des différences de température, nous avons là une cause constante de mouvements pour le suc laiteux.

Après avoir énuméré ces différentes causes qui maintiennent le suc laiteux dans un mouvement constant, il est à peine nécessaire de parler de la *diffusion* qui agit sur les molécules dissoutes ou tenues en suspension. Elle peut jouer un certain rôle dans les rhizômes, les racines et autres parties souterraines qui sont plus ou moins soustraites aux influences de la température et du vent.

Les mouvements des substances albumineuses dans les *vaisseaux poreux* sont nécessairement beaucoup plus lents que ceux du suc laiteux dans les lactificères ; quelles que soient les différences de pression, les pores sont trop étroits pour permettre un mouvement rapide à une substance aussi visqueuse. On le remarque en coupant transversalement des tiges ou des racines ; le suc laiteux sort immédiatement en grosses gouttes ; le mucus albumineux ne paraît que

<sup>1</sup> Giambattista Amici, von H. v. Mohl, Beilage zur Bot. Zeitung, 1863, p. 6.

lentement et finit par se rassembler (au bout de plusieurs heures) en gouttes grosses comme un pois ou une noisette sur la surface de section à moitié desséchée (betterave, courge); quelquefois il se coagule de lui-même (courge). Evidemment comme le suc laiteux, il sort sous l'influence de la tension des tissus. Dans les organes plus âgés où cette tension a entièrement disparu (partie inférieure de la tige de maïs), il ne sort plus rien sur la surface de section.

La sève qui s'écoule des vaisseaux poreux et des cellules cambiformes ou criblées est ordinairement claire et transparente et a une réaction positivement alcaline<sup>1</sup>; celle du parenchyme et le suc laiteux sont au contraire acides. Souvent la réaction alcaline se perd dans les organes âgés: ce fait concourt avec la disparition de l'albumine de leurs tissus (maïs: écailles de bulbe d'*Allium Cepa*). Chez les Cucurbitacées, la sève des vaisseaux poreux remarquablement abondante reste toujours alcaline. Dans des préparations bien faites, on peut constater cette réaction jusque dans les dernières ramifications des faisceaux vibro-vasculaires. La partie la plus jeune des racines et des bourgeons est toujours faiblement alcaline, ce qu'il faut sans aucun doute attribuer à l'abondance de l'albumine (protoplasma) qui s'y trouve<sup>2</sup>.

Dans le transport des substances à travers *des cellules closes de toutes parts* (parenchyme, cellules ligneuses et cambiformes), nous reconnaissons deux causes de mouvement: la tension des tissus et la diffusion. — La tension des tissus suffit pour faire mécaniquement passer à travers les membranes les substances dissoutes. On le voit facilement en coupant des tiges ou des racines succulentes; la sève du parenchyme et des cellules cambiformes (*Beta*, *Brassica*, *Allium Cepa*) s'échappe en si grande quantité qu'il est impossible qu'elle provienne uniquement des cellules coupées par hasard: la plus grande partie doit venir de plus loin; et comme

<sup>1</sup> Sachs, « Ueber saure, alkalische und neutrale Reaction der Säfte lebender Pflanzenzellen. » Bot. Zeitung, 1862, n° 33.

<sup>2</sup> Il faut avoir pour ces expériences de la teinture de tournesol parfaitement neutre; on colore par son moyen, un morceau de papier à filtrer de Suède, très-fin, et lorsqu'il est bien sec, on le polit soigneusement sur une face. On coupe ensuite des portions de plantes bien fraîches, on essuie sur du papier à filtrer la sève mixte qui s'échappe d'abord en abondance; lorsque la surface de section est bien sèche, on la laisse quelques minutes, puis on l'applique sur le papier tournesol et on l'y laisse  $\frac{1}{2}$  à 1 minute. On obtient ainsi une image de la surface de section; les parties qui correspondent au parenchyme sont rouges; celles qui correspondent aux faisceaux fibro-vasculaires sont bleues.

toutes les cellules sont fermées, ce n'est qu'à travers les membranes qu'elle a pu arriver.

La force nécessaire est fournie par la tension du parenchyme, comprimé par l'épiderme et le bois. Chaque cellule parenchymateuse ou cambiforme se trouve soumise à une pression venant de l'extérieur, et qui suffit pour faire passer la sève à travers la membrane cellulosique. Le liquide sortira naturellement du côté où la résistance est la plus faible, c'est-à-dire du côté de la section. Dans les plantes intactes la résistance la plus faible se trouvera du côté des bourgeons et des sommets des racines où il n'y a pas encore de tension des tissus ; c'est donc là que se portera la sève<sup>1</sup>.

La *diffusion* agit dans le même sens ; l'équilibre moléculaire (duquel elle dépend) se trouve rompu en deux points : dans les bourgeons les principes élaborés sont constamment utilisés ; le sucre et les autres combinaisons dissoutes sont transformées en cellulose, l'albumine en protoplasma, chlorophylle, nucleus ; les molécules dissoutes dans la sève doivent donc se diriger de ce côté, pour rétablir l'équilibre. La production incessante de nouvelles molécules dans les feuilles favorise ce mouvement. Les rapports sont les mêmes si au lieu de feuilles il s'agit d'organes persistants tels que les cotylédons.

Le transport de l'amidon à travers les cellules closes mérite une mention particulière. Dans toutes les cellules parenchymateuses que traverse l'amidon, on trouve contre les parois perpendiculaires à la direction du mouvement, de petits granules de cette substance. J'ai déjà indiqué, dans mon premier mémoire<sup>2</sup>, mon opinion à leur sujet ; je crois qu'ils se dissolvent contre la paroi, la traversent, se précipitent de nouveau de l'autre côté, traversent peu à peu la cellule suivante, s'appliquent contre la paroi opposée, se dissolvent de nouveau, etc. ; la direction de ce mouvement est toujours vers le point de végétation.

Il n'est pas étonnant qu'on ne puisse pas constater la présence des molécules d'amidon dissoutes ; peut-être le changement d'état est-il accompagné d'une transformation en glycose ; celle-ci, qui se précipite bientôt sous forme d'amidon, n'est jamais assez abondante

<sup>1</sup> Cette idée, à laquelle j'attache assez d'importance, a été exposée pour la première fois par moi : Flora, 1863, p. 67 ; elle se trouve d'accord avec la théorie de Hofmeister de la tension des tissus.

<sup>2</sup> J. Sachs, « Ueber die Stoffe welche das Material zur Bildung der Zellhäute liefern. » Jahrb. f. wiss. Bot., III, 249. Flora, 1863, p. 72.



pour être à portée de nos moyens d'analyse micro-chimique. Il arrive souvent aussi que dans les cellules, dans lesquelles l'amidon s'accumule d'une manière permanente, nous ne pouvons pas reconnaître sous quelle forme il y pénètre. L'extrême petitesse de ces grains d'amidon parle aussi en faveur de ma manière de voir<sup>1</sup>; cela est surtout remarquable chez les fèves, les pommes de terre, etc., au moment de la germination. Dans les cotylédons et les tubercules, les grains d'amidon sont relativement gros; dans le parenchyme des entre-nœuds, ils sont, au contraire, extrêmement petits; ils n'ont évidemment pas le temps dans les cellules de s'accroître par intus-susception.

La tendance de la matière amylacée à se précipiter sous forme de granules, est évidemment un moyen d'en accumuler de grandes quantités dans un espace étroit. Représentons-nous, par exemple, deux cellules parenchymateuses voisines : A contient une solution de sucre; B n'en contient point; la diffusion fera passer du sucre de A à B; mais le mouvement s'arrêtera dès que la concentration sera égale des deux côtés. Si au contraire le sucre arrivant dans la cellule B, se précipite sous forme d'amidon, le mouvement se prolonge beaucoup et la dernière molécule de sucre passera de A à B. On comprend ainsi comment la grande quantité de sucre qui est produite dans la tige des pommes de terre par l'assimilation des feuilles s'accumule peu à peu dans les tubercules; s'il ne se transformait pas à mesure en amidon, il n'en pourrait arriver qu'une quantité proportionnelle à la concentration de la sève dans la tige et dans le tubercule. Tout ce que je viens de dire de l'amidon, s'applique peut-être également bien aux huiles grasses.

Quelque chose d'analogue se passe dans les betteraves; si le sucre de canne était directement produit dans les feuilles et arrivait sous cette forme jusqu'aux racines, on aurait à la fin de la période de végétation une sève également concentrée dans les deux organes. Mais il n'en est point ainsi : c'est de l'amidon qui est produit dans les feuilles; il se transforme en glycose dans les pétioles et ce n'est que dans la racine qu'il devient du sucre de canne; l'équilibre moléculaire ne s'établit ainsi jamais; chaque molécule de glycose qui se transforme en sucre de canne fait de la place pour une nouvelle molécule; c'est ainsi que toute la glycose que contient la tige finit par s'accumuler dans la racine.

<sup>1</sup> Voyez « Keimungsgeschichte der Schminkbohne, » Sitzungsber. der kais. Akad. d. Wiss., 1859, XXXVII.

Les métamorphoses chimiques sont donc un puissant auxiliaire de la diffusion ; les mouvements qu'engendre cette dernière propriété cessent dès que l'équilibre moléculaire est établi dans tout le système ; mais des transformations chimiques continuelles empêchant l'équilibre de jamais s'établir, les mouvements pourront continuer pendant toute la durée de l'existence de la plante.

---

## XII

## STRUCTURE MOLÉCULAIRE

## CHAPITRE DOUZIÈME

## De la structure moléculaire des parties organiques de la cellule.

§ 106. *Théorie de Nägeli.* Nägeli est l'auteur d'une théorie très-remarquable sur la structure moléculaire des grains d'amidon, des membranes cellulaires et des cristaalloïdes albumineux ; il a appuyé ses hypothèses sur les rapports de ces organismes avec la lumière polarisée et sur leurs propriétés diosmotiques <sup>1</sup>.

« Les substances organiques, dit-il dans une de ses publications les plus récentes, sont composées de molécules cristallines, biréfringentes (elles-mêmes formées d'un nombre considérable d'atomes), groupées suivant des règles fixes. A l'état sec elles se touchent toutes les unes les autres <sup>2</sup> ; à l'état humide chacune est entourée d'une couche d'eau. Toute substance organisée est donc le siège d'une double cohésion, l'une qui unit les atomes dans une molécule comme dans un cristal, et l'autre qui unit les molécules entre elles. »

Pour comprendre cette théorie il est avant tout nécessaire de

<sup>1</sup> « Botanische Mittheilungen » von C. Nägeli in Sitzungsber. der k. baier. Akad. der Wiss., mars 1862, p. 203.

<sup>2</sup> C'est-à-dire qu'il n'y a entre elles d'autre matière pondérable que l'éther lumineux.

bien se pénétrer de l'idée que chacune de ces molécules cristallines ' représente un organisme compliqué, et qu'elle est décomposable en parties, désignées par Nägeli sous le nom « d'atomes. » Chacun de ces atomes offre une certaine composition chimique ; ceux de l'amidon ou de la cellulose auront par exemple pour formule  $C_6 H_{10} O_5$ .<sup>1</sup> « L'atome » de Nägeli correspond donc à ce que la chimie théorique moderne appelle « molécule. »

I. Nägeli avait déjà montré en 1858 (die Stärkekörner, 1858, p. 333), d'après l'imbibition, la cohésion et le mode de croissance des grains d'amidon que leurs molécules ne pouvaient pas être sphériques ou ellipsoïdes. Il reconnut bien qu'elles étaient polyédriques, mais n'affirma que plus tard leur nature cristalline. Ce fut par l'étude de la polarisation qu'il arriva à ce résultat, non-seulement pour l'amidon, mais aussi pour les membranes cellulaires et pour les cristalloïdes. En comparant l'effet que du verre comprimé ou dilaté produit sur la lumière polarisée, avec celui de ces organismes, il arriva à la conclusion suivante : « Les éléments optiques sont, sans exception, arrangés de telle façon que l'un des axes d'élasticité (ou de densité<sup>2</sup>) est perpendiculaire à la direction visible des couches, tandis que les deux autres sont dans le plan de ces mêmes couches<sup>4</sup>. »

De la présence des couleurs d'interférence, visibles dans la lumière polarisée, il tire la conclusion que les éléments optiques de la cellulose et des grains d'amidon ont trois axes différents d'élasticité ou de densité ; ils ont par conséquent la nature des cristaux à deux axes optiques : c'est un fait presque sans exception que l'axe de la plus grande ou de la plus petite densité se trouve perpendiculaire à la direction visible des couches : « dans les grains d'amidon, dans les membranes cuticulées et dans quelques algues unicellulaires, la direction de la plus grande élasticité se trouve perpendiculaire aux couches. Dans les membranes cellulaires, au contraire, c'est l'axe de moindre élasticité qui occupe cette position. Dans le premier

<sup>1</sup> J'ai à peine besoin de rappeler que la molécule est d'une petitesse qui la fait échapper aux plus forts grossissements.

<sup>2</sup> Une matière composée, telle que celle que représente la formule  $C_6 H_{10} O_5$ , peut cependant être désignée sous le nom d'atome en tant que, qualitativement, elle est indivisible ; on ne peut pas en écarter une de ses parties constituantes, sans changer le caractère chimique du tout. Il ne faut donc pas confondre l'atome de Nägeli avec l'atome simple que Boscowich mettait à la base de toute matière (voyez Fechner, Die Atomenlehre, Leipzig, 1864).

<sup>3</sup> D'après Nägeli et Schwendener.

<sup>4</sup> Bot. Mitth., l. c., p. 190.

groupe, les grains d'amidon ont l'axe de moindre élasticité dans une direction tangentielle, transversale et les algues unicellulaires dans une direction tangentielle, longitudinale; dans le second groupe, l'axe de la plus grande élasticité est ordinairement longitudinal, rarement transversal. » — Ces propriétés optiques ne peuvent pas venir de la composition chimique des substances, mais de leur structure. La cause en est-elle dans des phénomènes de tension intérieure comme dans le verre chauffé, ainsi que Schultze l'avait supposé? La réfutation que fait Nägeli de cette manière de voir est parfaitement satisfaisante; elle est fort importante, parce qu'elle nous ramène directement aux thèses posées en commençant et qu'elle se trouve d'accord avec d'autres résultats obtenus par Nägeli par une tout autre voie. Il existe bien dans les grains d'amidon des tensions, telles que les propriétés optiques semblables à celles du verre chauffé semblent en supposer. Mais dans la cuticule, la tension des couches est exactement opposée à ce qu'elle est dans l'amidon, et cependant l'ellipsoïde des densités y occupe la même position. Si d'ailleurs les tensions développées par la structure lamelleuse et le mode de croissance des grains d'amidon et des membranes était la cause des propriétés optiques, celles-ci devraient disparaître presque entièrement lorsqu'on coupe ces organismes en petits morceaux, les tensions étant ainsi annulées. Tel n'est point le cas. « Les plus petits morceaux de membranes<sup>1</sup> ont les mêmes propriétés optiques que la cellule entière. » Nägeli a encore mieux réfuté dans les passages suivants l'idée que la double réfraction des grains d'amidon et des membranes viendrait de la tension des couches. « On peut étirer et raccourcir par des courbures et des plis, les couches d'une membrane de *Caulerpa* pénétrée d'eau, de telle façon que la différence entre les deux extrêmes représente un allongement de 42 % et un raccourcissement de 30 %, sans introduire des modifications perceptibles dans les couleurs d'interférence; dans des fils de verre anisotrope au contraire une dilatation de  $\frac{1}{10}$  % suffit pour changer les couleurs. » D'autres membranes cellulaires se conduisent à peu près de la même façon et Nägeli regarde comme un des caractères distinctifs des corps organisés, pénétrés d'eau, de pouvoir subir de grands ébranlements mécaniques sans que leurs propriétés optiques en soient atteintes le moins du monde. Ces caractères n'ont rien à faire avec la

<sup>1</sup> Nägeli, Bot. Mitth., l. c., p. 200.

composition chimique, et la gomme, la dextrine, le sucre, malgré leurs rapports avec la cellulose se rapprochent par tout ce qui tient aux propriétés optiques, du verre et des cristaux. — « Lorsque, dit-il plus loin<sup>1</sup>, on replie une membrane ou qu'on la redresse, elle n'éprouve aucune modification permanente dans la position de ses particules constituantes; elle est dans de certaines limites parfaitement élastique. Elle offre les mêmes couleurs d'interférence, seulement deux des axes des densités au lieu d'être parallèles entre eux, sont comme les rayons de la courbure. Cela montre que, dans les limites de l'élasticité, les éléments optiques ne subissent d'autre déplacement qu'un allongement extrêmement faible correspondant à la courbure. Les corps organiques possèdent donc une élasticité indépendante de celle de leurs éléments optiques. » Ces derniers sont séparés les uns des autres dans la membrane, comme les grains d'un tas de sable<sup>2</sup>; s'ils étaient unis les uns aux autres, les pressions, tractions, etc. changeraient leurs propriétés optiques. Nägeli était déjà arrivé à un résultat analogue dans son travail sur les grains d'amidon (p. 342), en cherchant à expliquer l'augmentation de volume, qui est la conséquence de l'absorption de l'eau. Il supposa que chaque molécule de substance s'entoure d'une couche d'eau et se sépare ainsi de ses voisines; si le système moléculaire représentait une sorte de squelette dans les interstices duquel l'eau entre, il n'y aurait pas de raison pour que le volume augmentât dans l'imbibition. Or l'amidon se gonfle jusqu'à 27 fois son volume primitif et contient alors 90 à 98 % d'eau: la cellulose gélatineuse absorbe jusqu'à 200 fois son volume d'eau; si les molécules solides tenaient les unes aux autres, elles devraient être remarquablement expansives, ce qui ne paraît pas être le cas. En outre, l'hypothèse que l'eau en pénétrant dans les grains d'amidon, membranes et cristalloïdes, sépare les molécules les unes des autres, se trouve d'accord avec le fait découvert par Nägeli que les propriétés biréfringentes d'une substance organique qui absorbe de l'eau n'augmentent jamais, mais diminuent plus que ne le comporte l'augmentation de diamètre<sup>3</sup>.

II. *Le groupement* des molécules cristallines peut varier suivant la nature des organismes. Dans les cristalloïdes albumineux<sup>4</sup>, elles

<sup>1</sup> L. c., p. 202.

<sup>2</sup> Brücke a émis une théorie analogue sur la structure des fibres musculaires.

<sup>3</sup> Nägeli, Bot. Mitth., l. c., p. 205.

<sup>4</sup> Nägeli, « Ueber die aus Proteinsubstanzen bestehenden Krystalloide des Parameciums. » Bot. Mitth., l. c., 11 Juli 1862, p. 238.

seront groupées comme dans les vrais cristaux, c'est-à-dire que leurs axes homologues seront parallèles ; ils ne se distingueront de ces derniers que par leurs propriétés d'imbibition ; les vrais cristaux sont tout à fait impénétrables. Un morceau de membrane cellulaire peut se comparer avec un cristalloïde dont deux faces seulement seraient bien développées. Dans les organismes à couches concentriques, certains axes homologues sont radiaux, d'autres tangentiels.

Ces molécules cristallines sont formées par la réunion de plusieurs molécules chimiques simples, ainsi que le prouvent leurs différences de grosseur. Nägeli <sup>1</sup>, qui a tiré ces conclusions des différentes quantités d'eau contenues dans la même composition chimique, ne les a d'abord appliquées qu'aux grains d'amidon : elles peuvent facilement s'appliquer aussi aux cristalloïdes et aux membranes, qui tous deux ont à la fois des parties riches et des parties pauvres en eau. — Si toutes les molécules cristallines, biréfringentes d'un grain d'amidon étaient de la même grosseur, il devrait y avoir la même quantité d'eau dans les différentes parties du grain ; en effet, l'eau étant attirée par les molécules, si toutes étaient de la même taille et de la même densité, toutes en attireraient la même quantité. On ne peut pas attribuer la plus ou moins grande proportion de liquide, contenue dans les couches compactes et dans les couches spongieuses d'un grain d'amidon, à des différences chimiques qui permettraient à une molécule de retenir plus d'eau qu'une autre. On comprend bien mieux ce phénomène, si l'on admet avec Nägeli que les portions riches en eau sont formées de petites molécules, et les portions pauvres en eau de grosses molécules cristallines. Si des molécules chimiquement analogues mais de grosseur différente s'environnent de couches d'eau de même épaisseur, plus les molécules seront petites, plus le tissu qu'elles forment sera riche en eau. Les calculs de Nägeli montrent même que plus les molécules sont petites plus la couche d'eau qu'elles attirent est épaisse. Cette théorie rend donc parfaitement compte des relations qui existent entre la grosseur des molécules et la quantité d'eau contenue dans l'organisme.

Si dans une substance qui peut contenir tantôt 14, tantôt 70, tantôt 98  $\%$  d'eau, les molécules gardent toujours la même forme et la même disposition (ce qui est prouvé par les propriétés opti-

<sup>1</sup> « Stärkekörner, » p. 333 et 344.

ques), elles devront être dans le premier cas 1000 et 9000 fois plus grandes que dans le second et le troisième. Ainsi les couches les plus denses d'un grain d'amidon contiennent des molécules 9000 fois plus grandes que les couches spongieuses riches en eau. La différence serait encore plus frappante dans les membranes cellulosiques chez lesquelles la quantité d'eau varie encore davantage.

La grosseur des molécules cristallines peut augmenter par la juxtaposition de molécules simples. La solution de laquelle l'organisme tire son origine pénètre entre les molécules complexes et dépose son contenu à leur surface. Ainsi l'organisme entier s'accroît par intussusception, les molécules par apposition seulement. — On pourrait supposer que les molécules peuvent diminuer en se dissolvant dans le liquide qui pénètre l'organisme ; mais cela n'a jamais été observé positivement. Par contre, suivant Nägeli, les molécules peuvent parfois se diviser en petits fragments. C'est la dilatation des grains d'amidon qui lui a donné cette idée. Un grain d'amidon dilaté par une substance quelconque, absorbe de grandes quantités d'eau et augmente conséquemment beaucoup en volume. Cela ne peut s'expliquer que par le fait que les molécules (pendant la dilatation) seraient devenues à la fois plus nombreuses et plus petites, c'est-à-dire que chacune se serait séparée en plusieurs. Chaque fragment s'environne d'une couche d'eau et se sépare un peu des autres, ce qui explique à la fois (ainsi que nous l'avons vu plus haut) l'augmentation de l'eau et du volume. Cette hypothèse correspond à une observation de Nägeli <sup>1</sup>, d'après laquelle les grains d'amidon et les membranes, traités par la chaleur, les alcalis ou les acides, perdent en se dilatant leurs propriétés biréfringentes.

III. *Le pouvoir imbibant* <sup>2</sup> des organismes, c'est-à-dire leur propriété d'absorber de l'eau en augmentant de volume, prouve que leurs molécules ont plus d'attraction pour l'eau que pour les molécules voisines ; mais cela n'est vrai qu'aussi longtemps que la distance entre les molécules n'a pas atteint de certaines limites. Au delà l'absorption cesse, et l'attraction de la molécule pour ses voisines devient la plus forte. Nägeli a exprimé ce fait en disant que l'attraction de l'eau pour la substance était inversement proportionnelle à la distance, prise à une puissance plus élevée que celle qui exprime l'attraction des molécules les unes pour les autres <sup>3</sup> : soit

<sup>1</sup> Bot. Mitth., l. c., p. 205.

<sup>2</sup> Nägeli, « Stärkekörner », p. 345 et 346.

<sup>3</sup> Sur la justesse de cette manière de voir, qui suppose des forces inversement



*B* la première de ces attractions, *A* la seconde, *D* la distance des deux molécules, l'imbibition cessera lorsque  $\frac{B}{D^{p+q}}$  sera égal à  $\frac{A}{D^p}$ .

Partant de ce point, Nägeli montre encore que plus les molécules sont grosses, plus la couche d'eau qui les sépare est mince ; le calcul amène à ce résultat, qu'on parte de l'idée que l'eau est attirée par la masse de la molécule, ou par sa superficie seule. Cependant, malgré l'accroissement constant des molécules, elles n'arrivent jamais à se toucher (lorsque l'organisme est dans l'eau), puisque, lors même que la distance diminue, l'attraction de la molécule pour l'eau augmente plus vite que l'attraction pour la molécule voisine. La couche aqueuse qui entoure une molécule cristalline est à différents points de sa superficie d'épaisseur différente<sup>1</sup> : plus mince dans la partie qui correspond au grand diamètre, elle est plus épaisse dans celle qui correspond au petit diamètre. L'attraction des molécules entre elles est donc plus forte dans la direction de leur grand axe que perpendiculairement à celui-ci.

Lorsque les grains d'amidon se dessèchent, ils se couvrent à partir de leur centre organique de petites fissures, allant dans la direction des rayons et perpendiculaires aux couches ; cela montre que le dessèchement emmène plus d'eau entre les molécules d'une même couche qu'entre deux couches successives, et que la cohésion des couches entre elles est plus grande que celle des molécules d'une même couche. D'après ce qui a été dit plus haut, les molécules cristallines ont donc leur grand axe dans la direction du rayon.

IV. Nägeli ne s'est pas encore prononcé sur les premières phases de la formation des molécules cristallines, qui donneront naissance à un grain d'amidon, à un cristalloïde ou à une membrane cellulaire ; il a cependant donné une description assez complète des phénomènes moléculaires qui accompagnent la croissance des grains d'amidon ; ses observations sont également applicables aux membranes celluloses et aux cristalloïdes. Sa manière de voir s'appuie sur le fait que tous ces organismes croissent par intussusception ; ce fait est complètement indépendant de la théorie moléculaire et sert même à la confirmer. Je dois du reste me borner à esquisser ces phénomènes ; une description complète m'entraînerait trop loin.

proportionnelles non-seulement au carré mais à une plus haute puissance de la distance, voyez Fechner, « Atomenlehre, » Leipzig, 1864, p. 126 et chap. xxv.

<sup>1</sup> « Stärkeköerner, » p. 355.

On trouvera la justification de toutes les vues de Nägeli en détails dans son ouvrage.

Entre les molécules cristallines de tout organisme pénétré d'eau se rencontrent certains espaces, les interstices moléculaires remplis d'un liquide, « la solution-mère ». A la suite des différentes attractions qui se font jour, les molécules préexistantes augmentent de volume, de nouvelles se forment; il y a un courant constant dans les interstices. Les molécules qui donnent naissance au cristalloïde peuvent être de la même nature que celui-ci; mais pour l'amidon et les membranes, les molécules dissoutes doivent au moment où elles se précipitent sous forme cristalline, subir une transformation chimique, puisque nous n'avons jamais vu amidon ni cellulose dissous dans les cellules. Nägeli pense que la substance dissoute est de la dextrine, peut-être est-ce plutôt de la glycose.

Les molécules cristallines de l'organisme ont une attraction plus grande pour l'eau que pour les substances renfermées dans la solution-mère; mais qui diminue plus vite à mesure que la distance augmente. Le liquide nourricier qui pénètre un grain d'amidon s'y répand donc comme suit<sup>1</sup>: « Les couches liquides qui environnent les molécules sont formées d'une solution diluée; à la surface même de la molécule se rencontrent surtout des particules d'eau, les atomes de substances (provenant de la solution-mère) augmentant à mesure qu'on approche de la limite extérieure de la couche liquide. Dans les espaces intermoléculaires se rencontre une solution beaucoup plus concentrée; une couche analogue enveloppe tout le grain. » Dans un système pareil, l'équilibre sera détruit par toute modification chimique ou physique du liquide imbibé ou ambiant. Comme à l'intérieur des organismes, les molécules dissoutes se précipitent à la surface des molécules cristallines préexistantes, ou en forment de nouvelles, il y a un courant constant de l'extérieur à l'intérieur; ce courant surtout sensible dans les interstices moléculaires, se ralentit près de la surface de chaque molécule. La solution-mère perdant ainsi une partie des substances qu'elle tenait en dissolution et presque pas d'eau, le superflu de celle-ci sera emmené par un courant dirigé de l'intérieur à l'extérieur. L'énergie de

<sup>1</sup> La solution que je désigne brièvement sous ce nom sera, pour les grains d'amidon, la sève des cellules à chlorophylle, pour les membranes celluloses, un liquide sortant du protoplasma.

<sup>2</sup> Nägeli, « Stärkekörner, » p. 356.

ces mouvements doit être considérable<sup>1</sup> et les molécules dissoutes peuvent pénétrer dans l'enveloppe aqueuse des molécules cristallines ; elles entrent dans le champ de leur attraction et viennent se précipiter à leur surface. C'est de la même façon que de nouvelles molécules cristallines se forment dans les espaces intermoléculaires : les mouvements de substances dissoutes y sont soumis à de grandes irrégularités, et deux ou trois molécules peuvent être jetées les unes contre les autres, avec assez de force pour que, malgré l'épaisseur de leurs enveloppes aqueuses, les affinités chimiques prennent le dessus. Elles forment alors une seule molécule qui croît par apposition.

L'accroissement des molécules cristallines sera d'autant plus rapide qu'elles seront déjà plus grosses, parce qu'alors leurs enveloppes aqueuses étant plus minces, seront plus facilement traversées par les substances dissoutes. Mais en même temps elles se rapprochent les unes des autres ; les espaces intermoléculaires diminuent ; les courants de la solution-mère se ralentissent et il vient un moment où la croissance s'arrête. En même temps cette croissance produit dans les molécules des tensions de couches qui finissent par agrandir les interstices en de certains points et favorisent ainsi la production de nouvelles molécules cristallines. Ces dernières considérations, se rapportant aux grains d'amidon, ne peuvent pas s'appliquer telles quelles aux membranes cellulaires, où les tensions développées par la croissance sont différentes.

Cet exposé de la théorie de Nägeli n'est pas fait dans l'ordre qu'il a lui-même adopté ; j'espère ne m'être cependant écarté en rien de sa manière de voir. J'ai rencontré quelques difficultés particulières en ce que Nägeli, depuis l'apparition de son ouvrage sur l'amidon, a passablement modifié ses vues sur la forme des molécules.

#### a. Grains d'amidon.

§ 107. *Parties constituantes des grains d'amidon.* — L'observation microscopique montre que les grains d'amidon de condition normale sont des corps solides formés de l'extérieur à l'intérieur de couches alternativement plus ou moins denses, concentriques autour d'un

<sup>1</sup> Jamin a estimé la force de l'imbibition dans l'amidon et le bois à plus de 5 à 6 atmosphères.

centre organique (qui ne coïncide ordinairement pas avec le centre de la figure <sup>1</sup>. Les couches les moins denses sont rougeâtres <sup>2</sup>; les plus denses blanches ou bleuâtres; la limite entre elles est ordinairement très-nette. — Chacune de ces couches est formée d'un amalgame de substance amylicée et d'eau: cette dernière est d'autant plus abondante que la couche est moins dense.

Dans la substance amylicée elle-même entrent deux combinaisons organiques différentes, qui se distinguent par leur solubilité et par l'effet que l'iode produit sur elles; elles sont si intimement mélangées dans toutes les parties du grain, qu'après l'extraction de la plus soluble (granulose), la moins soluble (cellulose) forme un squelette qui reproduit exactement la forme extérieure du grain. On ne sait encore si le grain est formé du mélange des molécules de « granulose » et des molécules de « cellulose, » ou si chaque molécule cristalline renferme les deux substances. Leur nature chimique n'est pas non plus très-bien connue.

Sous l'influence des réactifs chimiques qui attaquent le grain tout entier, celui-ci se transforme en dextrine et en glycose (dextrose); il y a toujours absorption d'eau. Le rôle des deux sortes de couches et des deux substances dans cette réaction n'est pas connu; cependant la métamorphose atteint la granulose plus vite que la « cellulose. » — Une partie du grain d'amidon (pulvérisé) est soluble dans l'eau froide; la solution offre les caractères de la granulose; elle est immédiatement colorée en bleu par l'iode; on ne sait si c'est toute la granulose ou seulement une partie qui se dissout. Cette solution ne se rencontre jamais dans la plante et ne peut pas traverser par diosmose l'utricule primordial vivant <sup>3</sup>.

α) *Contenu en eau.* De la fécule de pommes de terre desséchée absorbe, suivant Nægeli <sup>4</sup>, à 20° C. dans un espace saturé de vapeur, 35 % d'eau, jusqu'au moment où son volume n'augmente plus (4 à 6 jours); à l'état frais elle en contient probablement un peu plus: 40 % soit  $\frac{2}{5}$  du poids. D'autres amidons en ont encore davantage; Nægeli en cite qui vont jus-

<sup>1</sup> Nægeli, « Stärkekörner, » p. 16.

<sup>2</sup> Les couches les moins denses sont désignées en allemand sous le nom de « die weichen Schichten. » Ce mot est difficile à rendre en français: ni « couches spongieuses, » ni « couches muqueuses » ne me paraissent parfaitement satisfaisants. Je propose de les appeler simplement « couches interstitielles. »

<sup>3</sup> Les combinaisons minérales contenues dans les grains d'amidon sont en si petite quantité et si peu connues que je puis les passer sous silence. D'après Nægeli il y aurait aussi des gaz condensés.

<sup>4</sup> Nægeli, « Stärkekörner, » p. 53-54.

qu'à 60 et 70 %. — Suivant Payen, lorsque des grains de fécula de pommes de terre desséchés absorbent 54 % d'eau, leur volume augmente de 50 % ; desséchés simplement à l'air, ils contiennent encore 18 % d'eau.

La différence entre les couches plus ou moins denses des grains d'amidon provient de l'eau qui y est contenue en plus ou moins grande quantité. Lorsque par un réactif quelconque (alcool absolu), on enlève celle-ci, toutes les parties les moins denses disparaissent ; le grain tout entier se contracte et devient blanchâtre : sa densité surpasse un peu celle qu'avaient auparavant les couches compactes.

Dans un même grain, la proportion d'eau augmente de l'extérieur à l'intérieur, c'est-à-dire que, près du centre organique, ce sont les couches interstitielles qui l'emportent, près de la périphérie les compactes ; dans les grains composés, chacune des parties est organisée comme un grain simple. Dans chaque couche, la proportion d'eau est plus forte dans la direction de la tangente que dans celle du rayon ; en effet les crevasses qui se forment par le dessèchement coupent les couches dans la direction du rayon, ce qui ne peut provenir que d'une plus grande perte d'eau dans celle de la tangente.

Lorsque de l'amidon desséché absorbe de l'eau, celle-ci ne reprend pas exactement sa position primitive ; la cavité qui s'est formée au centre et les crevasses persistent ; ainsi l'eau s'accumule surtout dans la portion corticale.

β) C'est l'influence de la salive qui a d'abord donné à Nägeli (1856) l'idée de la décomposition de l'amidon en deux substances chimiquement différentes, mais intimement unies dans toutes les parties du grain. Il remarque<sup>1</sup> que la salive (de 40 à 47° C.) pénètre dans les grains d'amidon et fait disparaître une des substances (granulose) ; le grain un peu rétréci offre cependant encore le même aspect ; on y distingue les couches, les crevasses, etc. Ce squelette est très-fragile, il se contracte par la dessiccation et exerce sur la lumière polarisée la même influence que le grain primitif (Mohl). L'iode ne le colore plus en bleu mais en rouge ; c'est cette réaction qui a donné à Nägeli l'idée de rapprocher cette substance de la cellulose<sup>2</sup>.

D'après Mohl<sup>3</sup>, la salive n'agit que lentement sur les grains d'amidon de *Canna indica*, à 35 ou 40° C. ; en quelques heures à 50-55° C. Une température inférieure suffit pour l'amidon du blé ; il en faut une encore plus haute pour la fécula de pommes de terre. Le squelette se distingue du grain primitif en ce que, après avoir été écrasé dans l'eau froide, il ne se gonfle pas ; l'eau bouillante est même sans influence sur lui. A 70° C. la salive ne le modifie en rien, bien que le grain intact soit entièrement dissous à cette température.

D'après Melsens<sup>4</sup>, les acides organiques, la diastase, la pepsine exer-

<sup>1</sup> Nägeli, « Stärkekörner », p. 121.

<sup>2</sup> Dernièrement encore (Bot. Mitth., l. c., p. 389), Nägeli a cherché à maintenir cette idée malgré les objections de Mohl ; bien qu'elle ne soit pas parfaitement prouvée, je persiste cependant à la croire vraie.

<sup>3</sup> H. v. Mohl, Bot. Zeitung, 1859, p. 226.

<sup>4</sup> Melsens, Institut, 1857, p. 161.

cent une influence analogue à celle de la salive. Nägeli <sup>1</sup> a fait la même remarque sur l'acide chlorhydrique et l'acide sulfurique dilués. Franz Schulze a montré récemment qu'une solution concentrée de chlorure de sodium contenant 1 % d'acide chlorhydrique libre extrait la granulose en 2-4 jours à 60° C. <sup>2</sup>; il faut 36 à 40 parties du dissolvant pour une partie d'amidon frais. D'après Dragendorff, le résidu se monte à 5,7 % pour la féculé de pommes de terre; 2,3 % pour l'amidon du blé; et 3,1 % pour celui de l'Arrowroot. Le commencement de la dissolution des grains d'amidon pendant la germination offre souvent beaucoup d'analogie avec l'influence de ces réactifs. Dans l'endosperme du blé, la substance la plus soluble est absorbée; les couches sont alors plus visibles; les grains se pulvérisent bientôt et leurs fragments disparaissent. Souvent chez le Phaseolus, les grains ont encore leur aspect normal, alors qu'ils ne sont plus colorés en bleu par l'iode, mais en rouge comme ceux sur lesquels a agi la salive; plus tard, ils tombent en morceaux et sont dissous. Dans la pomme de terre et la racine de *Canna lanuginosa*, les grains se dissolvent de l'extérieur à l'intérieur comme des cristaux (v. Nägeli, *Stärke*, table XVII); le dissolvant est peut-être ici trop énergique et il agit comme la salive à 70° C.

γ) *La solubilité des grains d'amidon dans l'eau froide* a pour les physiologistes un intérêt particulier, puisque la substance qui produit les grains d'amidon, doit traverser les cellules par diosmose, sous la forme d'une solution aqueuse. Les grains d'amidon pulvérisés laissent dans l'eau une substance qui se colore en bleu par l'amidon (granulose); mais cette solution ne se rencontre nulle part dans les plantes: on devrait pourtant constater facilement sa présence dans les tissus où les grains d'amidon se dissolvent et se reforment alternativement (pommes de terre, fèves, grains de blé); je suis persuadé qu'elle ne s'y rencontre nulle part <sup>3</sup>: les grains d'amidon doivent donc prendre naissance dans une solution qui contient quelque autre substance de transformation facile; nous l'avons déjà dit, c'est probablement de la glycose. La solution aqueuse d'amidon ne peut d'ailleurs pas, suivant Nägeli, traverser par diosmose l'utricule primordial vivant <sup>4</sup>. Nägeli en conclut que cet amidon n'est pas chimiquement dissous, mais seulement divisé en particules impalpables (il peut cependant traverser des membranes celluloliques); il faudrait alors dire la même chose des matières colorantes qui ne traversent également pas l'utricule primordial vivant. Je préfère croire que ces liquides sont bien des solutions véritables, mais que l'utricule primordial est imperméable pour certains principes.

L'eau froide ne dissout rien lorsque le grain est intact, son action ne commence que lorsqu'il est écrasé <sup>5</sup>, et ne s'étend jamais que sur une petite fraction de la substance. Lorsqu'on écrase un grain d'amidon dans

<sup>1</sup> Nägeli, *Bot. Mitth.*, I. c., p. 390.

<sup>2</sup> Fr. Schulze, *Journal f. Landwirtschaft*, v. Henneberg, cah. III, p. 214.

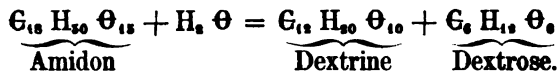
<sup>3</sup> Voyez à ce sujet: Nägeli, « *Beiträge zur wiss. Bot.* » Leipzig, II, 187.

<sup>4</sup> Nägeli, « *Stärke* » p. 170.

<sup>5</sup> On peut en conclure que le grain intact renferme déjà une substance dissoute; mais que celle-ci n'est pas en état de traverser les couches extérieures.

l'eau et qu'on ajoute de l'iode, il se forme une sorte de membrane gélatineuse et granuleuse colorée en bleu (Mohl, l. c., p. 228). Guerin-Varry<sup>1</sup> et Dellfs ont trouvé que l'eau dissout de l'amidon, lorsque celui-ci a été préalablement pulvérisé avec du sable : l'iode bleuit la solution qui se conserve intacte pendant des mois<sup>2</sup>.

δ) *D'autres dissolvants* opèrent en même temps une transformation chimique de l'amidon; cela aide à comprendre comment, dans la cellule, toute dissolution et solidification des grains d'amidon est accompagnée d'une transformation chimique. — La cuisson prolongée dans l'eau<sup>3</sup> et dans les acides dilués transforme l'amidon en dextrine puis en dextrose : la cuisson dans la potasse produit aussi de la dextrine. Les combinaisons organiques azotées, diastase, ferment, salive, gélatine, gluten transforment également le grain d'amidon en dextrine et en dextrose (glycose). D'après Musculus, cette transformation s'opère de la manière suivante :



Puisque tous ces dissolvants, analogues à ceux qu'on rencontre dans les plantes, transforment l'amidon, puisque de plus on trouve toujours de la glycose avec l'amidon, on est fondé à croire que l'amidon prend naissance dans une solution de glycose et qu'en se dissolvant il redevient glycose. Nägeli paraît être aussi de cette opinion.

§ 108. *Dilatation<sup>4</sup> des grains d'amidon<sup>5</sup>*. Sous l'influence d'une température élevée, de l'eau ou des acides et des alcalis dilués, la structure intérieure des grains d'amidon change; les forces moléculaires sont modifiées, et le grain devient capable d'absorber beaucoup plus d'eau tout en augmentant de volume. — Pour atteindre ces résultats, il faut que la température soit suffisamment élevée et que la concentration du réactif employé atteigne un certain degré; au-dessous de ces limites, quelque prolongée que soit l'expérience, le grain ne se dilate pas. La température à laquelle la dilatation commence sous l'influence de l'eau, est 55° pour les grains les plus gros et 65° pour les plus petits. Les grains secs sont transformés par une température de 190 à 200°<sup>6</sup>; dès que l'eau les touche, ils

<sup>1</sup> Ann. de Chimie et de Physique, LVI, 225.

<sup>2</sup> Voyez Dragendorff dans le J. f. Landw. d'Henneberg, 10<sup>me</sup> année, II, 211, et Canstatt, Jahresber. der Fortschr. der ges. Medizin, 1862, IV, 3.

<sup>3</sup> Kekulé, Lehrb. der org. Chemie, II, 386.

<sup>4</sup> Quellung, encore un mot allemand qu'il est bien difficile de traduire en français; les mots « dilatation, expansion, extension, » n'en rendent qu'imparfaitement le sens, et ne doivent être pris que comme une abréviation de la périphrase « augmentation de volume, produite par imbibition. »

<sup>5</sup> Tout ce paragraphe est tiré de Nägeli, « Stärkekörner, » p. 67 et suiv.

<sup>6</sup> D'après Payen, la fécule de pommes de terre desséchée à l'air, se transforme à 200°, en une demi-heure ou une heure en dextrine.

se dilatent. Le degré de concentration des solutions, nécessaire pour produire un effet visible, n'est pas exactement connu.

Les transformations moléculaires causées par ces réactifs persistent même lorsqu'on les a éloignés.

La dilatation est ordinairement inégale dans différentes régions du grain. Ce sont les parties les plus riches en eau, le noyau, les couches internes qui sont attaquées les premières. Mais peu à peu la substance la plus dense absorbe à son tour beaucoup d'eau, elle prend de plus en plus l'aspect de l'autre et la stratification disparaît. Il se forme ordinairement une cavité au centre ; les couches les plus superficielles se dilatent moins que les suivantes et se couvrent de fissures. Les couches internes se dilatent surtout dans la direction du rayon (ainsi que le prouvent les crevasses <sup>1</sup>) et les plus externes dans celle de la tangente.

Dans une solution de potasse, les grains de fécule de pommes de terre se dilatent d'après Nägeli jusqu'à 3 et 5 fois leur diamètre primitif, c'est-à-dire 27 à 125 fois leur volume : ils contiennent alors 98-99  $\frac{1}{2}$  % d'eau. D'après Payen, de la fécule de pommes de terre absorba à 36° C. 50 fois son poids d'une solution de soude de 1 %. Dans 150 parties du même liquide des grains de fécule humide s'accrurent jusqu'à 72 fois leur volume primitif. Les grains les plus jeunes se dilataient déjà dans une solution de 1  $\frac{1}{2}$  %. D'après le même auteur, l'augmentation de volume de l'amidon dans l'eau est à 54° C. = 0 ; à 56-57° C. = 29 % ; à 60° = 142 % à 65° = 610 % ; à 70-72° = 1255 %. L'action de la chaleur est d'autant plus vive que le grain est plus humide ; des grains secs doivent être chauffés jusqu'à 190 ou 200° C. pour qu'après ils se dilatent dans l'eau.

Les grains d'amidon changent de nature en se dilatant, puisque lorsque le réactif a cessé d'agir ils ne reprennent pas leurs dimensions primitives. Les grains dilatés et desséchés ne recommencent pas à se gonfler lorsqu'on les humecte de nouveau<sup>2</sup>, ce qui prouve que la substance dilatée se modifie par la dessiccation. L'amidon dilaté se distingue soit des parties les plus aqueuses de l'amidon intact, soit des algues gélatineuses telles que les Nostocs, les Chroococcacées, Palmellacées, etc. Ces deux formes d'organismes reprennent toutes deux le volume qu'elles ont perdu par la dessiccation, ce qui n'est pas le cas pour l'amidon dilaté.

Voyez les nombreuses observations de Nägeli, dans son chapitre : « Auflösung der Stärkekörner, » p. 92 à 178.

§ 109. *Influence de l'iode sur l'amidon.* Après des recherches prolongées sur les colorations produites dans l'amidon par l'iode,

<sup>1</sup> Il est difficile de donner un extrait concis des recherches de Nägeli sur ce sujet ; il faut les voir à la page 81 de son ouvrage, elles sont importantes pour la théorie de la croissance des grains d'amidon.

<sup>2</sup> Nägeli, l. c., p. 91.



Nägeli est arrivé aux résultats suivants : « Traitées exactement de la même façon, les différentes parties d'un grain offrent des réactions dissemblables ; il en est de même pour différentes espèces d'amidon : les unes ont pour l'iode une plus grande affinité que les autres ; les nuances sont un peu différentes. » Nägeli attribue ces phénomènes avant tout aux rapports quantitatifs variables de la granulose et de la cellulose. « Les grains de même espèce, ou les couches d'un même grain se revêtent de couleurs différentes, suivant la qualité et la quantité de la substance étrangère qui les pénètre (eau, acides, sels, combinaisons organiques neutres, etc.), suivant que c'est cette substance ou l'iode qui a agi d'abord sur le grain, etc. *Les couleurs que l'iode produit dans l'amidon sont l'indigo, le violet, l'orange et le jaune. Elles proviennent d'arrangements particuliers des molécules d'iode et ne sont autres que celles qu'on peut observer sur l'iode lui-même à ses différents états*<sup>1</sup>. Parmi les couleurs du spectre, le bleu et le vert manquent toujours dans ces réactions ; lorsqu'on entend parler de bleu, c'est toujours indigo qu'il faut entendre ou du moins une nuance rapprochée. Le vert est décidément laissé complètement de côté ; lorsqu'on en aperçoit quelques traces, on est sûr d'avoir à faire à un mélange de bleu et de jaune. » Enfin : « Dans les différentes réactions, le bleu est toujours l'indice de l'affinité maximum et le jaune de l'affinité minimum. Lorsque l'iode pénètre dans un grain d'amidon, ses molécules adoptent l'arrangement qui correspond à l'affinité la plus grande possible dans les circonstances données ; plus tard, si d'autres forces plus énergiques les sollicitent, leur organisation peut changer. En présence de l'eau, les molécules se groupent toujours suivant l'affinité la plus forte : toute autre substance amène la couleur qui correspond à une affinité moins forte. *Plus l'eau d'imbibition est abondante, plus la nuance se rapproche du bleu. Lorsqu'elle manque entièrement, c'est le jaune qui domine.* Sous l'influence d'autres substances, la nuance se rapproche également du jaune, d'autant plus que les réactifs sont plus concentrés. L'acide sulfurique et deux ou trois autres combinaisons font seules exception à cette règle : quelle que soit leur concentration, ce n'est jamais qu'au premier moment qu'on aperçoit des

<sup>1</sup> Bot. Mith., p. 318 (l. c.).

<sup>2</sup> L'iode n'offre jamais de bleu indigo bien décidé ; mais l'iode métallique a des reflets d'un bleu d'acier ; son opacité absolue empêche de distinguer sa vraie couleur. L'iode en poudre a un grand rapport avec l'amidon bleu et les petits cristaux d'iode, vus au microscope paraissent d'un beau bleu. Nägeli pense donc que la véritable couleur de l'iode solide doit se rapprocher beaucoup de l'indigo de l'amidon.

teintes rougeâtres ou jaunâtres auxquelles succède bientôt un bleu assez pur (accompagné d'une forte dilatation du grain). Cet effet particulier doit être attribué à la cellulose des grains d'amidon et la couleur ainsi produite diffère toujours du bleu indigo de l'amidon iodé. »

Je serais entraîné trop loin si je voulais extraire des travaux de Nägeli la preuve de toutes les idées émises dans le précédent §. Chacune d'entre elles repose sur de nombreuses expériences qu'il faudrait citer tout au long. Je ne m'occuperai que des observations qui se rapportent aux mouvements moléculaires, c'est-à-dire à la partie dynamique de ces phénomènes. Ils nous donneront une explication nette de certaines particularités de la diffusion et éclairciront ainsi certains points de la migration des substances.

L'amidon en poudre ou en morceaux décolore une solution aqueuse d'iode<sup>1</sup>. Mais si on le laisse dans l'eau, dans un vase ouvert, il se décolore à son tour sans que le liquide se colore. En effet l'amidon n'enlève pas à l'eau tout l'iode qu'elle contient; elle en retient toujours une petite partie qui reste soumise à l'évaporation et sert en particulier à la formation d'acide iodhydrique, l'équilibre moléculaire est rompu entre l'amidon et l'eau; une partie de l'iode du premier passe dans la seconde: ce mouvement continue jusqu'à ce que l'amidon soit entièrement décoloré. Une très-petite quantité d'eau suffit donc pour faire passer une grosse masse d'iode solide dans l'amidon. A mesure qu'elle se sature d'iode, l'amidon lui enlève tout ce qui est au-dessus de la limite dont nous avons parlé.

La concentration de la solution aqueuse qui correspond à l'état d'équilibre entre l'affinité de l'eau et celle de l'amidon pour l'iode varie avec la température. Lorsque celle-ci s'élève, l'affinité de l'eau augmente et l'amidon se décolore<sup>2</sup>; lorsqu'elle s'abaisse, c'est l'affinité de l'amidon qui augmente et il devient bleu<sup>3</sup>.

De plusieurs substances, c'est celle qui a la plus grande affinité pour l'iode qui l'enlève la première à sa solution; de plusieurs substances colorées par l'iode, c'est celle qui a l'affinité la plus faible qui se décolore la première. Nägeli (l. c. p. 261) appuie ces données sur les faits suivants: l'amidon se colore avant la cellulose plongée de la même solution que lui; dans l'amidon du blé, les couches internes se colorent avant les externes. Dans les *Zygnema*, *Spirogyra*, les grains d'amidon absorbent l'iode plus activement que le protoplasma. L'amidon se colore également plus vite que le blanc d'œuf coagulé plongé dans la même solution et celui-ci perd plus promptement sa couleur. Si l'on mélange avec de l'empois, les grains de fécule de pommes de terre, l'empois se colore le premier. Ces expériences réussissent surtout bien lorsque les différentes

<sup>1</sup> Nägeli, l. c., p. 254.

<sup>2</sup> Nägeli (l. c., p. 256) montre qu'il n'existe pas d'amidon iodé incolore.

<sup>3</sup> Ainsi plus la température est basse, mieux on peut, au moyen de l'amidon, découvrir de petites traces d'iode dans l'eau. Fresenius, *Ann. Chem. u. Pharm.*, 1857, CII, 184.

substances se trouvent enfermées dans une cellule dont les parois ne laissent pénétrer l'iode que petit à petit. On peut aussi les mettre sur le porte-objet, les couvrir d'eau et placer à côté un petit fragment d'iode. Mais, pour réussir, il ne faut pas que la solution d'iode soit trop concentrée. — « Lorsqu'un certain nombre de substances sont plongées dans une solution faible d'iode, celui-ci ne se partage pas entre elles, mais est toujours absorbé par celle dont l'affinité est la plus énergique. Une substance quelconque enlève toujours l'iode contenu dans une autre, si son affinité est plus grande. » Ces données (Nägeli, l. c. p. 262) se fondent sur les observations suivantes : Un morceau de blanc d'œuf coagulé plongé dans une solution aqueuse d'iode se colore entièrement en brun ; mais si on le transporte dans un vase fermé contenant de l'eau et de l'amidon, celui-ci se colore en bleu et l'albumine se décolore. L'expérience inverse ne réussit pas : l'albumine ne décolore pas de l'amidon bleui. Une solution de dextrine se colore en rouge par l'iode ; l'amidon en poudre qu'on y jette se bleuit et la décolore. La couche fructifère des lichens (*Usnea*) préalablement écrasée se colore sous l'influence de l'iode en un bleu très-intense ; l'amidon la décolore et bleuit à son tour. Les mêmes rapports existent entre le coton (bleui par l'iode et l'acide sulfurique) et l'amidon. — Il n'est point nécessaire que ces différentes substances se touchent : il suffit que l'eau les mette en communication. Si l'on plonge un corps (autre que l'amidon) coloré par l'iode dans de l'eau renfermant des *Spirogyra* et des *Cedogonium*, les grains d'amidon se colorent dans l'intérieur des cellules.

Tous ces phénomènes reposent sur le fait que le degré de concentration dans la solution aqueuse d'iode correspondant à l'équilibre moléculaire des affinités, est différent pour les corps A, B et C. Nägeli (l. c. p. 264) s'exprime sur ce sujet dans les termes suivants : « De trois corps A, B, C, A a l'affinité la plus grande et C la plus faible ; supposons que B est coloré par l'iode. Tous les trois sont plongés ensemble dans l'eau. Celle-ci dissout de l'iode de B jusqu'à ce que la concentration atteigne la limite d'affinité entre eux. Cette solution n'exerce aucune influence sur le corps C qui ne se colore que dans une solution plus concentrée. Mais A, dont l'affinité est plus forte, peut s'approprier une partie de l'iode dissous dans l'eau : celle-ci en reprend à B et le mouvement continue tant que ce dernier n'est pas entièrement décoloré. » Lorsque de l'amidon fortement iodé est mis en contact avec de l'amidon intact, l'iode se partage entre les deux.

« A températures égales, les réactions de l'iode sont beaucoup plus rapides dans l'eau que dans l'alcool, l'éther, l'huile et dans la vapeur d'iode elle-même » (Nägeli, l. c. p. 278). De l'amidon pénétré d'eau (poudre ou empois) se colore immédiatement et également bien dans des solutions d'iode dans l'eau, ou l'alcool dilué, ou dans l'iodure de potassium. Mais de l'amidon sec mêlé à des fragments d'iode ne se colore qu'à peine en 24 heures. Dans des solutions par l'alcool rectifié, l'amidon reste incolore jusqu'à 40 heures ; de même pour l'éther et les huiles éthérées. L'amidon iodé se décolore plus vite dans un courant d'eau que dans de l'eau stagnante ; la décoloration est rapide dans l'eau chaude et dans l'alcool dilué qui dissolvent beaucoup d'iode. De l'amidon bleui et desséché conserve sa

couleur à l'air pendant des mois entiers, mais une température trop élevée le décolore. De l'amidon iodé sec trempé dans l'alcool anhydre ne se décolore pas. L'alcool commence d'abord par enlever l'eau à l'amidon iodé humide; en renouvelant fréquemment l'alcool, on obtient une faible décoloration.

Des grains d'amidon gonflés perdent une partie de leur eau en absorbant de l'iode. Les grains d'amidon intacts chargés d'iode sont beaucoup moins sensibles à l'action de la chaleur, des acides (SO<sub>2</sub> fait exception) et des bases : ils supportent 220° C. sans se transformer en dextrine.

§ 110. *Les phénomènes moléculaires qui accompagnent la croissance des grains d'amidon ont été encore déterminés par Nägeli; il a surtout étudié les formes de grains à différents âges, la tension des couches et la diffusion. Peu de problèmes physiologiques ont été étudiés avec autant de talent et résolus avec une aussi grande clarté. Malgré cela, mon exposé sera nécessairement fort incomplet: les conclusions reposent sur des raisonnements étendus et sur des faits nombreux qu'il faudrait citer tout au long. Je me bornerai donc à un extrait qu'on trouvera peut-être en revanche beaucoup trop abrégé<sup>1</sup>.*

Les premières phases de l'existence des grains d'amidon échappent complètement à nos investigations; on le comprendra si l'on se souvient de ce que nous avons dit plus haut (§ 107) que la précipitation des grains d'amidon est associée à une transformation chimique et qu'ils prennent naissance dans une solution qui ne contient ni cellulose ni granulose. Pendant leur croissance les nouvelles molécules, qui viennent s'ajouter à celles qui existaient déjà, sont dues à une transformation chimique analogue<sup>2</sup>.

A la période où nous commençons à les voir, les grains d'amidon sont toujours sphériques; plus tard quelques-uns conservent cette forme, mais la plupart s'en écartent plus ou moins; ils sont cependant toujours arrondis et ont un centre organique bien visible. Ce n'est que peu à peu qu'ils s'écartent de la forme sphérique; un petit nombre s'en rapprochent plus tard. A tout âge, les grains d'amidon sont solides; il n'est donc pas possible d'attribuer la formation des couches à des dépôts de substance à l'intérieur d'une vésicule.

La croissance se fait toujours par intussusception et jamais par apposition à la superficie du grain; des molécules d'eau et de substance paraissent toujours fixées à la fois. Si la croissance se fai-

<sup>1</sup> Nägeli, l. c., p. 213-331.

<sup>2</sup> En cela je m'écarte un peu de Nägeli, voyez l. c., p. 295.

sait par apposition, le noyau et les couches internes des gros grains devraient rappeler trait pour trait les petits; les premiers sont toujours mous et riches en eau, les seconds au contraire denses et secs; les premiers s'écartent beaucoup de la forme primitive tandis que les seconds sont toujours sphériques. Enfin une autre conséquence de l'apposition serait de rendre la couche externe tantôt molle et tantôt dense, puisque dans le grain les couches alternent régulièrement. Elle est, au contraire, toujours dense et sèche et identique chez les grains jeunes ou vieux. Dans les grains demi-composés, une couche commune enveloppe toutes les parties<sup>1</sup>; celles-ci offrent des surfaces planes, des angles, des arêtes qui évidemment ne peuvent être produites que par des pressions latérales. Si la croissance avait lieu par apposition, les grains composés seraient dus à la formation d'une couche commune autour d'un certain nombre de grains isolés. On ne comprendrait pas alors ces pressions qui sont souvent assez fortes pour produire des crevasses jusque dans l'enveloppe commune. Leur mode de développement montre, au contraire, que les différentes parties sont des productions secondaires à l'intérieur du grain composé, et la théorie de la croissance, telle que Nägeli l'a donnée explique parfaitement toutes les particularités de cette forme des grains d'amidon.

Des grains libres et isolés croissent souvent beaucoup plus d'un côté que de l'autre (jusqu'à 70 fois); on n'en comprendrait pas la raison dans la théorie de l'apposition. — Enfin la substance qui se rencontre à l'intérieur des grains augmente pendant la croissance plus rapidement que celle qui se trouve à l'extérieur; de plus à toute période, des innovations (grains de 2<sup>me</sup> génération ou d'ordre secondaire) peuvent se produire dans le grain; ces deux faits me semblent supposer nécessairement des transformations moléculaires dans la masse même du grain. La conclusion de Nägeli c'est que tout ce qui précède ne saurait s'expliquer, que si la croissance se fait par pénétration de nouvelles molécules entourées d'eau entre les molécules préexistantes et par accroissement de ces dernières. Appuyé sur ces résultats, il trace l'esquisse suivante du développement normal des grains.

Les jeunes grains d'amidon sont sphériques et formés de substance dense: un noyau également sphérique de substance interstitielle apparaît au centre et s'accroît rapidement; plus tard le noyau

<sup>1</sup> Il n'en est pas ainsi chez les grains composés qui sont dus à la soudure de grains isolés comme dans la chlorophylle ou le protoplasma.

s'entoure d'une enveloppe sphérique dense, séparée de la couche externe par une couche interstitielle ; la même chose peut se répéter plusieurs fois. Il arrive, mais rarement, qu'un noyau dense se développe dans l'intérieur du noyau spongieux. Les couches ainsi produites s'accroissent en surface et en épaisseur et se divisent ; au milieu des couches interstitielles, il s'en forme une dense et au milieu des couches denses une interstitielle. La croissance est souvent plus forte d'un côté du grain, les couches s'y épaississent plus rapidement et s'y partagent plus souvent ; il arrive ainsi que la même couche concentrique reste simple du côté du petit rayon, tandis qu'elle se multiplie du côté du grand.

Lorsque le noyau spongieux est lenticulaire, les couches qui se développent à sa suite le sont aussi, et tout le grain prend cette forme. Les grains composés font une exception à la croissance concentrique régulière ; ils proviennent ordinairement de ce que le noyau primitif s'est condensé et de ce qu'à son intérieur deux nouveaux noyaux spongieux se sont formés ; chacun se divise en un certain nombre de couches concentriques et forme un grain « partiel. » Pendant que les deux grains partiels s'accroissent il se forme entre eux une fissure qui souvent s'étend jusqu'aux couches communes extérieures. La même chose peut se répéter plusieurs fois et l'on a vu jusqu'à 30 et 40 grains partiels réunis dans la même enveloppe. Lorsque, entre deux divisions successives, quelques couches ont eu le temps de se former, les grains de seconde et de troisième génération sont enfermés les uns dans les autres (comme les Gloeocapsées et d'autres cellules). Si au contraire la division est rapide, les grains partiels sont tous placés les uns à côté des autres et entourés seulement de l'enveloppe commune. — Le noyau des grains excentriques se divise toujours de façon que les deux grains partiels se trouvent à droite et à gauche de l'axe, sur une ligne perpendiculaire au grand rayon. Dans les grains de forme allongée mais régulière, les grains partiels semblent au contraire être toujours dans l'axe.

Il est rare que des grains partiels se développent entre les couches ; dans ce cas, une couche s'épaissit, se condense et en un point paraît bientôt un noyau interstitiel. La couche primitive, en se divisant, ne tarde pas à séparer le grain partiel de celles qui sont placées plus à l'intérieur : quelquefois elle se divise aussi du côté extérieur. Cette forme d'innovation n'a été observée que sur des grains excentriques et toujours dans les couches les plus éloignées du centre.

Lorsque le grain primitif a un noyau central allongé, les grains partiels s'accroissent toujours dans la direction du même axe. Chez les grains excentriques, au contraire, les grains partiels s'accroissent toujours du côté interne, de façon que leur petit rayon est tourné vers l'extérieur. Dans les grains demi-composés, ce sont toujours les parties les plus rapprochées du centre de gravité qui s'accroissent le plus rapidement.

Le développement des grains véritablement composés se rapproche beaucoup de celui des grains à demi composés. Ils prennent naissance lorsque les grains partiels se forment de très-bonne heure et que l'enveloppe commune se trouve coupée ou paraît même manquer tout à fait. Tantôt au lieu d'un noyau il s'en forme deux, et deux grains partiels se développent simultanément; tantôt un noyau se forme entre les couches externes, se sépare du reste et se développe comme un grain partiel. Ces partages peuvent se répéter si souvent, que le nombre des grains partiels s'élève parfois jusqu'à 30,000. Chacun d'entre eux se développe comme un grain simple. Les grains à noyau central allongé se divisent toujours perpendiculairement à leur grand axe. Lorsque le noyau central est sphérique, la division marche de telle façon que les grains partiels ne forment d'abord qu'une simple série: ce n'est que plus tard qu'ils s'étendent en surface. Dans les grains excentriques, la fissure se trouve toujours sur le rayon le plus allongé. Lorsque la division marche assez vite pour que les grains partiels ne se soient pas encore agrandis, les lignes de séparation successives sont ordinairement parallèles; on en rencontre cependant aussi dans d'autres directions.

Il n'est pas rare, dans des grains particulièrement excentriques, que de petites parties très-saillantes de la périphérie se détachent entièrement. — Les séparations entre les grains partiels s'accroissent de plus en plus et ils finissent souvent par s'isoler entièrement les uns des autres. Ils peuvent après cela continuer à croître et prendre tout à fait l'apparence de grains simples.

La théorie de tous les faits que je viens de raconter est donnée par Nägeli dans les chap. IX et X de son ouvrage (*Stärkekörner*, p. 289 et 332); elle repose surtout sur les conditions particulières créées dans les jeunes grains d'amidon par les mouvements des molécules, leur accroissement et leur multiplication<sup>1</sup>. Un jeune grain

<sup>1</sup> Il faut, en lisant ce qui va suivre, avoir devant les yeux la théorie de Nägeli exposée au § 106.

d'amidon une fois formé, la solution mère pénètre entre ses molécules et y amène les matériaux nécessaires (moyennant transformation chimique) à l'accroissement des molécules qui existent et à la création de nouvelles. Ainsi la propriété du grain de s'accroître par intussusception est intimement unie à celle d'être pénétré par l'eau. La présence des couches concentriques qui sont plus tard visibles, n'est compréhensible que si, dès l'origine du grain, les molécules forment une suite d'enveloppes concentriques, et si en même temps elles sont arrangées en séries radiales régulières : le nombre des séries radiales doit donc augmenter de l'intérieur à l'extérieur. La croissance s'opère par le dépôt de nouvelle substance sur les molécules existantes et par l'intercalation de nouvelles molécules aux points où la résistance est la plus faible. Ces points sont évidemment dans la direction tangentielle ainsi que le prouve la formation de crevasses dans la direction radiale, et de fait les couches externes croissent presque exclusivement en surface. C'est à ce mode de croissance qu'il faut attribuer la légèreté des tissus dans l'intérieur du grain. En effet, si deux couches moléculaires voisines s'accroissent en surface d'après le même quotient, elles doivent (les calculs de Nägeli le prouvent) tendre à se séparer l'une de l'autre. Chaque couche moléculaire cherche après son accroissement en surface à s'étendre plus que ne peut le faire (avec le même quotient) celle qui la suit immédiatement ; c'est la cohésion qui la retient. Un état de tension générale se manifeste dans tout le grain, en ce sens que chaque couche moléculaire est trop grande relativement à celle qui la suit immédiatement vers l'intérieur et trop petite relativement à celle qui la précède à l'extérieur ; c'est la cohésion seule qui les empêche de se séparer les unes des autres. Le calcul montre que cette force, d'après laquelle deux couches successives qui s'accroissent en surface d'après le même quotient, tendent à se séparer l'une de l'autre est inversement proportionnelle au carré du rayon ; elle augmente par conséquent à mesure qu'on s'approche du centre, et la légèreté, la spongiosité des tissus dans cette direction se trouve tout naturellement expliquée. Ces conditions s'accroissent d'autant plus que les couches superficielles que la solution mère traverse les premières sont les mieux nourries ; les portions plus rapprochées du centre ne reçoivent jamais qu'une solution beaucoup moins concentrée.

Le grain d'amidon à sa première période est probablement formé d'une substance spongieuse, c'est-à-dire de petites molécules entou-



rées d'épaisses couches d'eau. Petit à petit et par suite du dépôt progressif de nouvelle substance, les molécules grossissent et deviennent plus denses; la tension commence à se manifester; elle éloigne les molécules les unes des autres et comme c'est vers le centre qu'elle a le plus de force, c'est là que les interstices intermoléculaires seront les plus grands et c'est là surtout que de nouvelles molécules de petite taille et entourées d'une épaisse couche d'eau pourront se précipiter; le noyau spongieux sera ainsi formé. Il s'accroîtra rapidement, parce que la tension continue à agir dans le même sens et que l'affinité puissante des grosses molécules de la couche dense tendra à la condenser toujours plus, tout en empêchant les parties centrales d'en faire autant. Le noyau finit par acquérir des dimensions assez considérables pour que l'attraction moléculaire de la couche externe ne se fasse plus sentir à son milieu. Au point où elle cesse d'agir, les molécules qui jusque-là sont restées fort petites pourront s'accroître, la substance se condensera et c'est ainsi que se forme la première couche dense qui entoure le noyau (ou rarement c'est le noyau lui-même qui se condense). Une couche interstitielle séparera toujours cette couche dense de formation récente de la couche dense externe. Le grain se compose donc maintenant d'un noyau interstitiel, puis d'une couche dense, d'une couche interstitielle et enfin de la couche dense primitive. (Si c'est le noyau lui-même qui s'est condensé, il n'y a d'abord que trois couches différentes; mais il se comporte comme un jeune grain: à son centre se forme bientôt un nouveau noyau interstitiel et nous rentrons dans l'arrangement précédent.) Mais chacune des couches actuellement visibles est soumise aux tensions dont nous avons parlé. Dans toutes les couches denses, elles acquerront assez de force pour que dans leur milieu, entre les molécules existantes il se dépose de petites molécules entourées d'une large couche d'eau; la couche dense se trouve donc coupée en deux par une couche interstitielle: celle-ci s'accroît rapidement par les mêmes raisons qui faisaient croître le noyau spongieux; elle s'épaissit enfin tellement qu'une nouvelle couche dense se forme à son milieu. Ces phénomènes dépendant de la tension des couches se répéteront plus souvent près du centre du grain, et si l'arrangement moléculaire primitif était exactement concentrique, les couches nouvelles formeront autant d'enveloppes sphériques présentant partout la même épaisseur. Mais pour peu que l'arrangement primitif ne fût pas mathématiquement exact, les tensions de couches centuplent cette irrégu-

larité qui augmente avec l'accroissement et c'est ainsi que se forment les grains excentriques.

On peut se représenter aussi que plus tard, des déviations locales de la forme sphérique changent la tension et peuvent amener la formation d'un nouveau noyau dans une des couches périphériques. Je dois convenir que je n'ai pas parfaitement compris les raisons par lesquelles Nägeli explique la division du noyau d'un grain et la formation des grains à demi ou tout à fait composés. En tous cas, dès que les noyaux partiels sont formés, la théorie de Nägeli nous explique d'une façon parfaitement satisfaisante les faits que nous avons décrits plus haut dans les grains composés. Chaque grain partiel s'accroît d'abord comme un grain simple, mais bientôt des tensions secondaires doivent se manifester entre les grains partiels d'abord, et entre eux et les couches communes qui les enveloppent. D'un côté, les couches du grain partiel agissent dans le même sens que celles de l'enveloppe; mais du côté opposé, la convexité du grain partiel rencontre celle de ses voisins : à mesure que les grains grossissent, ces parties convexes s'appuient les unes contre les autres et enfin des fissures séparent les grains en déchirant les couches de l'enveloppe. Si les couches les plus externes sont très-minces elles sont aussi atteintes par la déchirure et le grain devient vraiment composé.

Ces quelques pages suffiront, nous l'espérons, à faire connaître les points les plus importants de cette théorie; on ne peut espérer de s'en rendre tout à fait maître que si l'on connaît la série complète des observations et des raisonnements de Nägeli; je ne pouvais pas entreprendre de les exposer ici. Je le regrette d'autant moins que tous ceux qui s'occupent de la structure moléculaire et de la croissance des corps organisés, doivent connaître à fond l'ouvrage de Nägeli lui-même; aucun extrait ne saurait en tenir lieu.

J'analyserai encore, avant de terminer, les figures ci-jointes tirées des tables de Nägeli: A, grains d'amidon tirés de la graine desséchée d'*Ervum lens*; *a*, petit grain dense sphérique; *b*, le noyau interstitiel est déjà visible; en C, il y a déjà un noyau et une couche interstitielle.— B, grains d'amidon d'une graine presque mûre de *Setaria italica*,

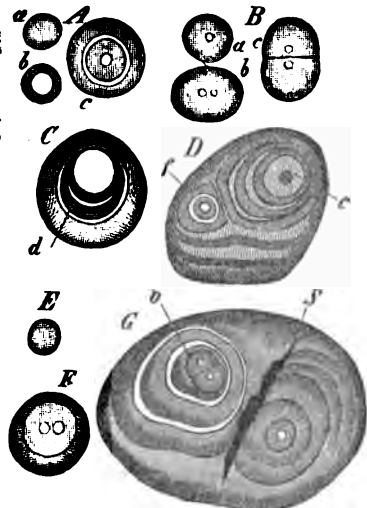


Fig. 42, d'après Nägeli.

*a*, petit grain sphérique avec le noyau central; *b*, grain analogue avec deux noyaux; *c*, le même séparé en deux (grain composé).— *C* (de la moelle de *Cereus variabilis*), jeune grain avec un gros noyau interstitiel; une couche interstitielle complète et une autre couche *d* qui se développe d'un côté seulement. — *D* (même origine), grain contenant deux grains partiels : le noyau *c* de l'un d'entre eux est dense, celui de l'autre *f* est spongieux ; le premier contient probablement un très-petit noyau spongieux qui échappe à l'observation. La fissure qui sépare les deux grains n'est pas représentée dans la figure. *E*, *F*, *G*, grains de fécula de pommes de terre; *E*, grain très-jeune sans noyau visible; *F*, jeune grain avec deux noyaux spongieux; *G*, grain demi-composé avec une large fissure *S* entre les grains partiels. Celui qui est le plus à gauche a déjà commencé à se diviser en *v*. Dans toutes les figures, les ombres indiquent le degré de densité de la substance : les parties entièrement blanches sont les plus riches en eau.

### b. Membranes cellulaires <sup>1</sup>.

§ 111. *Parties constituantés de la membrane.* Toute membrane cellulosique vivante est composée d'un amalgame d'eau et de substance. Les proportions relatives de ces parties constituantés varient dans différentes membranes : dans la même membrane, des parties riches en eau alternent régulièrement avec des parties qui le sont moins, et suivant Nægeli les couches concentriques et les stries (« filaments primitifs ») ne sont que l'expression de cette alternance. D'après la théorie exposée au § 106, les parties spongieuses seraient composées de molécules cristallines biréfringentes de petite taille entourées de larges couches d'eau, et les parties denses, des mêmes molécules plus grosses avec les enveloppes aqueuses plus minces. — La combustion nous fournit un moyen de distinguer dans la partie solide de la membrane des cendres et la matière combustible. Les cendres forment un squelette montrant que, dans la membrane, les particules minérales sont assez uniformément mélangées avec la substance organique. L'analyse chimique des cendres laisse encore à désirer; la chaux et peut-être la magnésie paraissent s'y rencontrer toujours; l'acide silicique en forme souvent la partie la plus importante. Nous ne savons dans quelles combinaisons ces bases se présentent : l'acide silicique est probablement libre. Le rôle des cendres dans la structure des molé-

<sup>1</sup> Dans cette partie je toucherai nécessairement quelques-unes des questions fondamentales de la morphologie des cellules qui seront traitées à fond par Hofmeister dans le premier volume de ce traité; si je m'en occupe, c'est donc uniquement pour être complet et ne rien laisser de côté.

cules cristallines est inconnu ; peut-être entrent-elles avec la matière combustible dans la formation de chaque molécule, peut-être aussi la membrane est-elle formée de molécules tantôt minérales et tantôt organiques.

On arrive ordinairement par des réactifs dissolvants plus ou moins énergiques, à diviser la matière combustible assimilée, en deux ou plusieurs combinaisons différentes ; l'une d'entre elles se présente toujours sous la forme d'un squelette complet sur lequel on peut reconnaître toutes les particularités de structure de la membrane ; les autres substances étaient évidemment intimement mélangées avec celle-ci. En traitant la membrane fraîche par de l'eau froide et bouillante, de l'alcool, de l'éther, des acides minéraux dilués, des alcalis ou de l'acide nitrique et du chlorate de potasse, on obtient un squelette formé d'une substance incolore, élastique, douée d'une grande affinité pour l'eau se rapprochant singulièrement de l'amidon<sup>1</sup> : c'est elle qu'on a baptisée du nom de cellulose, c'est la véritable base organique de toute membrane. Si, au contraire, on traite la membrane fraîche avec de l'acide sulfurique concentré, on obtiendra (sur les cellules ligneuses corticales épidermiques), pas toujours mais souvent, et surtout si l'expérience a été faite convenablement on obtiendra, dis-je, un squelette sur lequel (bien qu'il soit dépouillé des couches internes) on peut encore reconnaître l'organisation de couches concentriques résistantes : cette substance était en tous points intimement unie à la cellulose qui a été détruite par l'acide sulfurique. Ce sont surtout les couches externes des cellules ligneuses et cuticulées qui fournissent un squelette de cette sorte.

La matière combustible des membranes est donc toujours divisible en deux parties : la cellulose et une autre substance. La cellulose montre partout la plus grande uniformité, l'autre substance consiste en différentes combinaisons dont la nature est mal connue et qui varient d'une plante et d'un tissu à l'autre. Les proportions relatives de ces deux éléments varient suivant la nature et l'âge de la cellule ; les membranes jeunes sont de la cellulose presque pure ; dans d'autres cas, les combinaisons secondaires prennent une grande importance et arrivent à former la moitié de

<sup>1</sup> La membrane ainsi purifiée et ne contenant plus que de la cellulose ne peut s'appeler un squelette, que si on a égard à l'arrangement moléculaire plutôt qu'à la quantité de la substance. La lignine, par exemple, représente souvent plus de la moitié du poids de la membrane.

la substance de la membrane. A la fin du chapitre sur les « transformations de substances » j'ai déjà cherché à me rendre compte des rapports d'origine qui pouvaient exister entre la cellulose et les autres combinaisons. Je n'ai aucune notion sur le mode de distribution de la cellulose et les autres combinaisons dans les molécules cristallines.

Le squelette cellulosique des membranes est insoluble dans l'eau et les dissolvants ordinaires ; le seul réactif qui puisse le dissoudre sans le transformer (?) est l'oxyde de cuivre ammoniacal<sup>1</sup>. Dans tous les autres cas, la dissolution est accompagnée de décomposition ou tout au moins de transformation. Si le réactif n'est pas trop énergique, il se produit de la dextrine et de la glycose ; on ne sait si cette réaction est identique à celle qui se produit dans l'amidon<sup>2</sup>.

a) *Contenu en eau.* La quantité absolue d'eau qui est contenue dans les membranes cellulosiques fraîches n'est pas connue. L'augmentation de densité et la diminution de volume qui accompagne le dessèchement (sous le microscope) montre qu'elle varie beaucoup d'une cellule à l'autre. En moyenne l'eau doit représenter un peu plus de la moitié du poids de la membrane vivante.

C'est le mode de distribution de l'eau qui est cause de la stratification et des stries des membranes : Nägeli a démontré le premier ce fait (Stärkekorner, p. 63). Ici comme dans l'amidon, les couches denses pauvres en eau paraissent blanchâtres et les autres rougeâtres. Après avoir réfuté victorieusement l'ancienne théorie de la décomposition des membranes en filaments primitifs, Nägeli trace l'esquisse suivante de la véritable structure de ces organismes<sup>3</sup> : toute membrane peut se ramener à trois systèmes de lamelles, chacun d'entre eux consistant en parties alternativement pauvres et riches en eau. L'un de ces systèmes de lamelles représente les couches concentriques visibles sur les sections longitudinales et transversales ; c'est aux deux autres que sont dues les stries qu'on voit se croiser à la surface sous toutes sortes d'angles ; toutes paraissent cependant être à angle droit du premier système de lamelles. Dans tout fragment de membrane, les trois combinaisons suivantes sont possibles : 1° Les couches concentriques et les deux ordres de stries se coupent à angle droit : leurs normales se comportent donc comme les axes des cristaux dans les systèmes cubiques et orthorombiques. 2) Les couches concentriques sont à angle droit avec les deux systèmes de stries et ceux-ci se coupent sous des angles quelconques : les normales se comportent ici comme les axes des

<sup>1</sup> Découvert en 1858 par Schweizer, ce réactif se prépare en dissolvant de l'hydrate d'oxyde de cuivre frais, ou du carbonate de cuivre dans de l'ammoniaque concentré en aussi petite quantité que possible (Kékulé, Lehrb. der org. Chem., p. 389).

<sup>2</sup> Kékulé, l. c., p. 390.

<sup>3</sup> Nägeli, « Bot. Mitth., » p. 16 (Sitzungsber. der k. bayer. Akad. d. Wiss., 7 mai 1864).

cristaux dans le système clinorhombique. 3) Les couches et les deux systèmes de stries se coupent sous des angles variés : les normales sont encore comme les axes des cristaux clinorhombiques.

Nägeli a représenté le premier cas dans la fig. 43 (fragment cubique

de membrane): les lamelles ont été représentées comme espacées avec une régularité qui ne se voit guère dans la nature<sup>1</sup>. Le morceau de membrane se trouve composé d'un grand nombre de cubes qui offrent quatre degrés différents de densité, suivant qu'en un point se croisent trois lamelles spongieuses, deux spongieuses et une dense, une spongieuse et deux denses ou trois denses. Dans le dessin, les parties les moins denses sont toutes noires; le degré suivant de densité est indiqué par un simple système de lignes parallèles blanches, le suivant par deux systèmes qui se croisent; enfin le maximum de densité est représenté par trois systèmes de lignes blanches. Dans l'hypothèse que représente le dessin, les trois systèmes de lamelles sont également visibles, mais lorsque l'épaisseur et le degré de densité de ces dernières varient d'un système à l'autre, les stries et les couches deviennent beaucoup moins claires et l'on peut avoir jusqu'à 6 ou 8 degrés différents de densité.

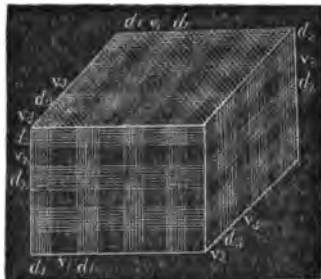


Fig. 43.

de membrane): les lamelles ont été représentées comme espacées avec une régularité qui ne se voit guère dans la nature<sup>1</sup>. Le morceau de membrane se trouve composé d'un grand nombre de cubes qui offrent quatre degrés différents de densité, suivant qu'en un point se croisent trois lamelles spongieuses, deux spongieuses et une dense, une spongieuse et deux denses ou trois denses. Dans le dessin, les parties les moins denses sont toutes noires; le degré suivant de densité est indiqué par un simple système de lignes parallèles blanches, le suivant par deux systèmes qui se croisent; enfin le maximum de densité est représenté par trois systèmes de lignes blanches. Dans l'hypothèse que représente le dessin, les trois systèmes de lamelles sont également visibles, mais lorsque l'épaisseur et le degré de densité de ces dernières varient d'un système à l'autre, les stries et les couches deviennent beaucoup moins claires et l'on peut avoir jusqu'à 6 ou 8 degrés différents de densité.

La dessiccation fait ordinairement disparaître les stries et les couches, d'une manière plus ou moins absolue suivant les différences de densité des lamelles de chaque membrane. La structure est très-difficile à déterminer et ne peut souvent s'apercevoir que lorsque la membrane a été mécaniquement et chimiquement transformée (écrasée, boursoufflée dans l'acide sulfurique, la potasse, l'acide nitrique, etc.). Nägeli a trouvé que dans une membrane fortement gonflée, l'épaisseur d'une paire de lamelles (une dense et une spongieuse) était de 0,8 à 1,5 micro-millimètres : ce qui donne pour la membrane intacte 0,14 à 0,12. Dans beaucoup de membranes, il est impossible de déterminer la structure. Nägeli l'attribue au trop peu d'épaisseur de tout le système de couches (dans les jeunes cellules ou dans les parenchymateuses à parois minces). Les stries sont, d'après le même auteur, d'autant plus visibles, que les couches sont plus planes et plus exactement parallèles entre elles : les pores, et les différents systèmes d'épaississements (anneau, spirale, réticule) troublent singulièrement la régularité de cet arrangement. — Il y a des cellules dans lesquelles les couches concentriques et les stries sont également visibles : le plus souvent ce sont les couches qu'on voit le mieux; dans certains cas cependant (vieilles cellules ligneuses) ce sont les stries.

Les systèmes de lamelles qui nous apparaissent sous la forme de stries

<sup>1</sup>  $d_1, d_1$  et  $v_1, v_1$  sont deux lamelles d'un système perpendiculaire au papier et regardant le lecteur par leur petit côté;  $v_2, v_2$  et  $d_2, d_2$  sont deux lamelles du deuxième système parallèle au papier,  $v_3, v_3$  et  $d_3, d_3$  sont deux lamelles du troisième système horizontal pour le lecteur.

superficielles, et qui cependant pénètrent dans toute l'épaisseur de la membrane, peuvent offrir par rapport à la cellule entière trois types : un des systèmes de stries peut être parallèle à l'axe de la cellule, tandis que l'autre est horizontal; ou bien les deux systèmes forment une suite de lignes spirales s'enroulant ordinairement en sens inverse, et se coupant obliquement. Les deux systèmes peuvent passer l'un dans l'autre, mais tous deux diffèrent notablement des stries annulaires qu'a décrites Nägeli (3<sup>e</sup> type) : les lamelles des deux systèmes forment alors des séries d'anneaux obliques qui se croisent. — Les observations de Nägeli sur les rapports qui existent entre les stries et les couches d'épaississement de la membrane rentrent plutôt dans le domaine de la morphologie. (Du reste toutes ces observations sur les stries sont difficiles et exigent de forts grossissements; pour leur description exacte et pour les figures qui les accompagnent, j'en réfère à l'ouvrage de Nägeli.)

b) *Cellulose*. En désignant avec Mohl<sup>1</sup> et Payen<sup>2</sup> sous le nom de cellulose, la substance que l'on obtient en traitant les membranes par de l'eau froide et chaude, de l'alcool, de l'éther, des acides et des alcalis dilués, ou par la macération de Schulze, on échappe à beaucoup de difficultés que Nägeli a rencontrées dans son mémoire « sur la composition chimique des grains d'amidon et des membranes cellulaires<sup>3</sup>. » La substance que l'eau froide extrait des membranes cellulaires des cotylédons d'*Hymenæa* Curbaril, de *Macuna*, etc., peut être considérée comme très-voisine de la cellulose, en provenant probablement par transformation chimique. L'idée de Nägeli, d'après laquelle cette substance de nature chimique analogue à celle de la cellulose acquiert un degré de solubilité différent par suite de son organisation intérieure, ne me paraît point heureuse : en effet, une différence de solubilité est en elle-même une différence chimique; de plus le principe qui sert de base à ce raisonnement, bien que vrai au fond, est employé ici un peu arbitrairement. Je me range donc à l'avis de Mohl et de Payen jusqu'à ce que des arguments sans réplique viennent me prouver l'existence de cellulose soluble.

§ 112. *Dilatation et imbibition dans les membranes*<sup>4</sup>. Les membranes celluloses présentent les mêmes phénomènes que les grains d'amidon : certaines substances en les pénétrant et en changeant leur nature chimique modifient leur structure moléculaire de telle façon qu'elles deviennent capables d'absorber des quantités d'eau beaucoup plus considérables. Il en résulte des changements de volume qui peuvent varier dans différentes directions. Un seul auteur, et c'est encore Nägeli, a étudié ces faits d'une manière véritablement scientifique. Il fit agir de l'acide sulfurique et de l'oxyde

<sup>1</sup> Mohl, *Die vegetabil. Zelle*, p. 188 et 191.

<sup>2</sup> Payen, *Ann. Sc. nat.*, 1840, XIV, 99.

<sup>3</sup> *Bot. Mitth.*, l. c., 13 juin 1863, p. 387.

<sup>4</sup> Quelques-uns des faits les plus importants concernant l'imbibition se trouvent au chapitre « Tension des tissus. »

de cuivre ammoniacal sur des cellules corticales de quina, de lin et de chanvre<sup>1</sup>; il obtint les résultats suivants : La couche externe de la membrane (membrane primaire) résiste énergiquement au réactif, ne se gonfle pas et se déchire par conséquent en bandelettes. Lorsque, sur ces cellules, les stries annulaires alternent avec les stries spirales, ce sont les premières qui se dilatent d'abord. Elles ne tardent pas à se dissoudre et alors les fibres corticales tombent en morceaux. Mais le point le plus curieux de ces résultats est le suivant : « Par suite de la dilatation, soit les fibres entières, soit les différentes couches deviennent plus courtes et plus épaisses : il y a une torsion autour de l'axe et les tours de spire des stries se trouvent rapprochés. » — « L'augmentation de volume est à peu près la même pour les lamelles internes et externes. Toutes ont une tendance naturelle à croître en épaisseur plutôt qu'en surface. Mais ce caractère est beaucoup plus marqué chez les lamelles externes que chez les internes. »

Pour produire ces effets sur les membranes, les réactifs doivent avoir un certain degré de concentration, s'ils le dépassent la membrane se dissout en commençant par les couches externes. — Pour ces expériences Nägeli coupait des fibres corticales en petits morceaux cylindriques ; pendant la dilatation, 2 ou 3 groupes de couches concentriques se séparent les uns des autres : le plus interne dépasse à ses deux extrémités les plus externes qui se raccourcissent davantage : de plus, dans tous les groupes, chaque couche tend à se raccourcir moins que celle qui la précède immédiatement (l. c. p. 89). Cependant si la cohésion des groupes de couches est assez forte, ils restent unis entre eux et le fragment de fibre garde sa forme cylindrique tout en devenant plus court et plus épais. Je citerai comme particulièrement frappantes des mesures suivantes faites sur des morceaux gonflés de fibres de lin :

	Longueur du morceau.	Largeur.
Dans l'eau . . . . .	85 micromil.	17 micromil.
Dans l'oxyde de cuivre ammoniacal. . .	42	86
	Surface du cylindre en millim. carrés.	
Dans l'eau . . . . .	4541	
Dans l'oxyde de cuivre ammoniacal. . .	11352	
	Surface de la section en micromil. carrés.	
Dans l'eau . . . . .	227	
Dans l'oxyde de cuivre ammoniacal. . .	5811	
	Dimensions en micromil. cubes.	
Dans l'eau . . . . .	19295	
Dans l'oxyde de cuivre ammoniacal. . .	244062	

<sup>1</sup> Nägeli, « Bot. Mitth. », l. c., Juli 1864, p. 98.



Dans ce cas, la différence entre le raccourcissement et l'épaississement est si grande qu'un cylindre allongé se transforme en un disque aplati. Un fragment cylindrique peut se raccourcir jusqu'à  $1/3$  ou même  $1/4$  et  $1/5$  de sa longueur primitive, tandis que le diamètre se quadruple ou même atteint jusqu'à 5 et 6 fois ses dimensions primitives. La section transversale devient 10, 20, 30 fois plus grande; la surface cylindrique seulement  $1\ 1/2$  à 3 fois. « On pourrait donc dire aussi (l. c. p. 91) qu'une couche moléculaire perpendiculaire à l'axe, s'accroît en surface 10 fois plus qu'une couche parallèle et par conséquent cylindrique. Il ne faut pourtant pas se représenter que dans la première de ces couches, les molécules s'écartent les unes des autres 10 fois plus que dans la seconde; sous l'influence du réactif, elles se divisent évidemment en fragments qui à leur tour s'écartent un peu les uns des autres. On tomberait dans une erreur bien plus grande, si du raccourcissement du cylindre on en venait à conclure que les molécules se rapprochent les unes des autres dans la direction longitudinale: en effet, le changement de dimensions du cylindre est accompagné d'une torsion autour de son axe ainsi qu'on le voit clairement aux stries. Leurs tours de spire sont rapprochés les uns des autres; ils ne s'élèvent plus aussi abruptement et font avec l'axe un angle plus ouvert. Chaque strie individuellement s'allonge dans ce mouvement et les couches moléculaires qui leur correspondent suivent probablement leur sort. Ainsi malgré le raccourcissement du cylindre on peut dire que toutes les molécules s'écartent les unes des autres. »

La dilatation dans l'acide sulfurique dilué donne des résultats analogues. — Nägeli n'a pas pu reconnaître si les fibres ligneuses desséchées trempées dans l'eau se raccourcissent; c'est assez probable; seulement la quantité de liquide absorbée est si faible que les changements de volume échappent à nos mesures.

Les observations de Nägeli sur les sections transversales de fibres corticales sont aussi fort importantes. Par suite des différences de dilatation, dans les directions transversales et longitudinales les groupes de couches internes et externes sont diversement déformés; les externes sont quelquefois déchirés. Je cite une des tables de Nägeli se rapportant aux cellules de Quina.

#### *Cellule corticale de Quina.*

Section transversale en micromillimètres.	Surface.
<b>I. Groupes de couches internes.</b>	
Dans l'eau . . . . . Rayon = 9,5 et 15,5	462
Dans l'acide sulfurique. > = 32 > 40	4023
<hr/>	
<b>II. Groupe de couches externe<sup>1</sup>.</b>	
Dans l'eau . . . . . Epais. = 12 à 16	1617
Dans l'acide sulfurique. > = 90 largeur = 170	15300

La couche externe de ces cellules ne se dilata presque pas dans la di-

<sup>1</sup> Déchiré par la pression des couches internes: forme un quart de cercle au lieu d'un cercle entier comme auparavant.

rection tangentielle, sous l'influence de l'acide sulfurique, mais la dernière couche (la plus interne) du groupe externe doubla de longueur. Tout le groupe externe atteignit dans la direction radiale 5-7 fois son volume primitif. Le groupe interne s'agrandit 2 1/2-3 1/2 fois dans toutes les directions; les surfaces des deux groupes s'accrurent à peu près également, mais celle de l'interne dans toutes les directions, et celle de l'externe surtout dans la direction radiale<sup>1</sup>.

Il est encore un mémoire fort intéressant de Cramer<sup>2</sup> dans lequel à propos des tubes d'Erineum, cet auteur examine à un point de vue général, les changements de forme qu'éprouve une spirale lorsque de l'eau pénètre de différentes façons dans son sein. Des tubes d'Erineum avaient, en se desséchant, contracté de différentes façons la forme de bandelettes

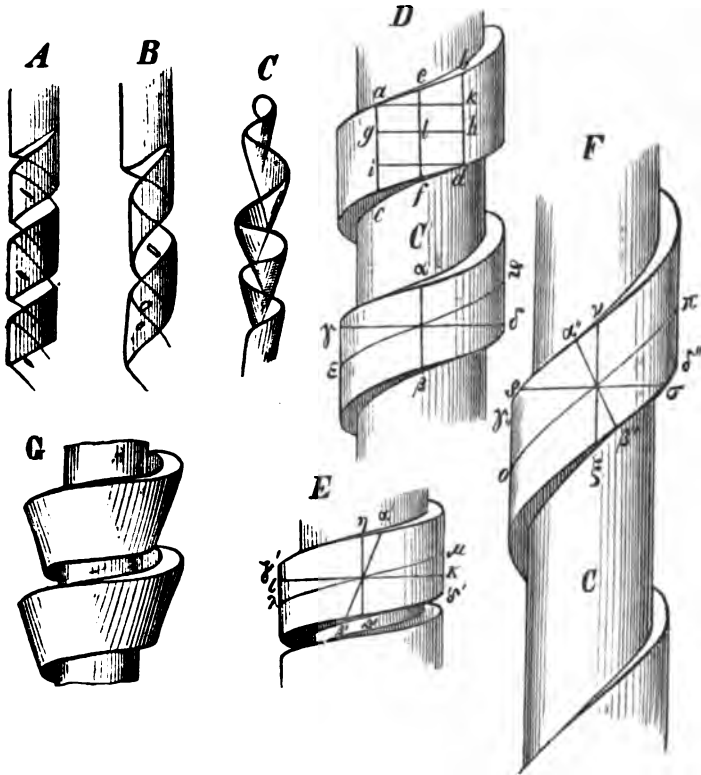


Fig. 44 (d'après Cramer, l. c.)

(A, B, C). Dans cet état, ils subissent des modifications analogues lorsqu'on les plonge dans l'eau, dans l'acide sulfurique, azotique, ou dans la potasse. Les mensurations étaient faites d'abord dans l'alcool absolu et ensuite dans l'eau; les résultats furent les suivants: Le nombre des

<sup>1</sup> Voyez les figures de Nägeli, l. c.

<sup>2</sup> Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer, 1855, III, 28.

tours de spire diminuait par suite de l'imbibition ; chacun d'entre eux s'abaissait de 30-48 % et s'élargissait de 8-70 %, la spirale entière s'allongeait de 1/2 à 5 %. Ces résultats sont toujours les mêmes quelles que soient les formes particulières qu'a pu revêtir le tube en se desséchant. Ces changements de forme sont instantanés ; lorsque des tubes imbibés de liquide sont traités par des réactifs avides d'eau, ils éprouvent des modifications inverses.

Comme complément de ces observations spéciales, Cramer a fait les remarques générales suivantes : lorsque des molécules d'eau pénètrent dans toutes les couches concentriques d'une membrane, dans la direction radiale seulement, c'est aussi dans cette direction que se fait l'augmentation de volume ; si chaque couche individuellement reçoit de l'eau de partout, c'est également dans toutes les directions que la surface s'accroît. Pour expliquer ces faits, il est nécessaire de considérer des cas spéciaux dans lesquels des quantités d'eau différentes pénètrent dans différentes couches et dans différentes directions. Si l'eau s'accumule surtout à la superficie des bandelettes, dans la direction de la plus forte courbure  $g h$ ,  $a k$ ,  $i d$  (fig. D) la courbure augmente et les tours de spire se rétrécissent : ils s'élargissent au contraire si la quantité d'eau augmente à mesure qu'on se rapproche de l'axe. — Si l'eau pénètre dans la direction  $\epsilon \vartheta$  et s'accumule surtout vers l'extérieur, les tours de spire se rapprochent ; le maximum de courbure se redresse ;  $\gamma \delta$  devient  $\gamma' \delta'$  (E) ; le minimum de courbure  $\alpha \beta$  se transporte en  $\alpha' \beta'$  et entre ces deux directions il se forme un nouveau maximum de courbure  $\epsilon \kappa$  et un nouveau minimum  $\eta \vartheta$  ; ainsi satisfaction est donnée à la tendance de la ligne  $\epsilon \vartheta$  (D) à se courber plus fortement ; elle apparaît maintenant dans la position  $\lambda \mu$  (E). Si la direction de plus grande imbibition de l'eau se trouve sur une spirale courant en sens inverse de la spirale existante, l'effet produit sera contraire, les tours de spire s'élèveront. Le maximum de courbure primitif  $\gamma \delta$  (D) prend la direction  $\gamma'' \delta''$  (F) ; le minimum primitif  $\alpha \beta$  (D) prend la direction  $\alpha'' \beta''$  (F) ; les nouveaux maximum et minimum sont en  $\rho \sigma$  et  $\nu \xi$  (F) ; la ligne  $\epsilon \vartheta$  (D) a pris la position  $\circ \pi$  (F). Un effet contraire se produit lorsque l'eau pénétrant dans la même direction, s'accumule surtout dans les couches internes (près de l'axe du cylindre).

Les règles générales à tirer de ces expériences peuvent s'exprimer comme suit : 1) Les tours de spire se rétrécissent lorsque l'eau pénètre transversalement et s'accumule surtout à l'extérieur ; 2) ils s'élargissent lorsque l'eau pénètre transversalement et s'accumule surtout à l'intérieur ; 3) ils se rapprochent lorsque l'eau pénètre a) suivant une spirale homodrome avec accumulation à l'extérieur, b) suivant une spirale antidrome avec accumulation à l'intérieur ; 4) ils s'éloignent lorsque l'eau pénètre a) suivant une spirale antidrome avec accumulation à l'extérieur, b) suivant une spirale homodrome avec accumulation à l'intérieur. Les changements de forme qu'éprouvent réellement les membranes spiralées, sont généralement dus à des combinaisons de ces différents cas.

La forme G dérive de la forme D, en ce que l'eau pénétrant transversalement augmente dans la couche extérieure depuis  $c$  jusqu'à  $f$  en passant par  $l$ , ou dans la couche intérieure depuis  $f$  à  $e$  en passant par  $l$ . On se représentera enfin facilement que, partant de la forme D, la surface des

tours de spire puisse prendre la forme d'une cannelure ou d'un bourrelet suivant le mode de pénétration de l'eau.

La spirale pourra se transformer en une ligne droite 1) par élargissement de ses tours, si l'eau pénétrant transversalement s'accumule dans les couches internes ; 2) par éloignement des tours suivant les règles indiquées. Ces changements peuvent aller assez loin pour produire une spirale enroulée en sens inverse. Une bandelette droite se forme en anneau, lorsque l'eau pénètre parallèlement aux bords et s'accumule dans la partie antérieure ; la même combinaison produira une spirale si l'eau ne pénètre pas parallèlement aux bords, etc.

Je vais maintenant citer toute une série d'observations qui ont quelques rapports avec la dilatation des membranes cellulaires, sans cependant répondre absolument aux nombreuses questions que soulèvent ces recherches.

La dilatation du bois dans l'eau est le résultat combiné des dilatations des différentes membranes. Laves <sup>1</sup>, qui a fait de nombreuses recherches à ce sujet, mettait dans l'eau des morceaux de bois de formes régulières bien desséchés, et les y laissait jusqu'à ce qu'il n'y eût plus augmentation de poids : à ce moment, qui arrivait en 7 jours à 14-16° R., le bois avait absorbé de 60 à 80 % de son poids d'eau. Weisbach prétend bien que la dilatation du bois continue pendant des mois, mais passé une certaine période elle peut être considérée comme insensible. Les chiffres suivants, extraits des tabelles de Laves, ne sont donc pas d'une exactitude rigoureuse, mais ils suffisent à montrer que le bois ne se dilate pas également dans toutes les directions <sup>2</sup>.

*Dilatation linéaire qu'éprouve le bois sec en se saturant d'eau.*

	Longitudinale.	Radiale.	Périphérique.
Acacia . . . . .	0,035	3,84	8,52
Erable . . . . .	0,072	3,35	6,59
Pommier . . . . .	0,109	3,00	7,39
Bouleau . . . . .	0,222	3,86	9,30
Poirier . . . . .	0,228	3,94	12,70
Hêtre pourpre . . . . .	0,200	5,03	8,06
Hêtre blanc . . . . .	0,400	6,66	10,90
Buis . . . . .	0,026	6,02	10,20
Cèdre . . . . .	0,017	1,30	3,38
Citronnier . . . . .	0,154	2,18	4,51
Ebène . . . . .	0,010	2,13	4,07
Chêne (jeune) . . . . .	0,400	3,90	7,55
Chêne (vieux) . . . . .	0,130	3,13	7,78
Frêne (jeune) . . . . .	0,821	4,05	6,56
Frêne (vieux) . . . . .	0,187	3,84	7,02
Sapin . . . . .	0,076	2,41	6,18

<sup>1</sup> « Ueber das Schwinden und Quellen der Nutzhölzer, » von Hofbaurath Laves im Polytechnischen Centralblatt von Hülse und Weinlig, 1837, p. 799.

<sup>2</sup> Cette tablelle n'est qu'un extrait de celle de Laves.

	Longitudinale.	Radiale.	Périphérique.
Marronnier . . . . .	0,088	1,84	5,82
Pin . . . . .	0,120	3,04	5,72
Cerisier . . . . .	0,112	2,85	6,95
Mélèze . . . . .	0,075	2,17	6,32
Tilleul . . . . .	0,208	7,79	11,50
Acajou . . . . .	0,110	1,09	1,79
Noyer . . . . .	0,223	3,53	6,25
Peuplier . . . . .	0,125	2,59	6,40
Sapin blanc . . . . .	0,122	2,91	6,72
Ormeau . . . . .	0,124	2,94	6,22
Saule. . . . .	0,697	2,48	7,31
Saule pleureur . . . . .	0,330	2,55	6,91

Jul. Weisbach<sup>1</sup> taillait des morceaux de bois parallépipèdes, les desséchait fortement puis les trempait dans l'eau courante; il trouva que la dilatation complète du bois prend deux mois; au bout de ce temps, il n'y a plus de changement de volume appréciable; l'absorption d'eau et l'augmentation de poids qui en est la suite se prolongent beaucoup au delà et durent au moins six mois. Ce maximum une fois atteint, se maintient très longtemps; il ne change probablement que lorsque les tissus éprouvent une modification profonde, par exemple en se pourrissant. Du bois qui a séjourné plusieurs années dans l'eau reprend lorsqu'on le dessèche, son volume et ses poids primitifs.

*Après un séjour de deux à trois ans dans l'eau<sup>2</sup>.*

	100 parties de bois sec en poids avaient absorbé en eau :	100 volumes de bois sec s'étaient dilatés de :
Erable 1. . . . .	87	9,4
Erable 2. . . . .	87	7,1
Pommier. . . . .	86	10,9
Tremble 1. . . . .	78	5,2
Tremble 2. . . . .	80	8,0
Bouleau 1. . . . .	97	7,0
Bouleau 2. . . . .	91	8,8
Poirier . . . . .	91	8,6
Hêtre pourpre 1. . .	99	9,5
Hêtre pourpre 2. . .	63	10,9
Hêtre blanc . . . . .	60	12,9
Chêne 1 . . . . .	60	7,2
Chêne 2 . . . . .	91	7,9
Aune 1. . . . .	163	6,8
Aune 2. . . . .	136	5,8
Frêne. . . . .	70	7,5

<sup>1</sup> Ibidem, 1845, p. 570.

<sup>2</sup> Cette tablelle n'est qu'un extrait de celle de Weisbach.

	100 parties de bois sec en poids avaient absorbé en eau :	100 volumes de bois sec s'étaient dilatés de :
Pin 1. . . . .	94	5,7
Pin 2. . . . .	130	5,1
Pin . . . . .	102	4,8
Cerisier . . . . .	88	9,4
Tilleul . . . . .	113	11,3
Platane. . . . .	214	8,5
Sapin 1. . . . .	83	3,6
Sapin 2. . . . .	94	7,2
Ormeau . . . . .	102	9,7

*En trente ans des morceaux de pin et de sapin faisant partie d'une roue de moulin offraient les modifications suivantes :*

	100 parties en poids de bois sec avaient absorbé en eau :	100 volumes de bois sec s'étaient dilatés de :
Pin . . . . .	131	8,6
Idem. . . . .	70	4,4
Idem. . . . .	126	8,5
Idem. . . . .	166	6,0
Sapin. . . . .	123	7,2

Weisbach tire de ses tabelles la conclusion suivante : « La dilatation des bois ordinaires (8,8 %) est plus forte que celle du bois des conifères (5,5) ; mais ces derniers absorbent plus d'eau (102 % au lieu de 83). » Ce résultat peut être attribué à ce qu'une partie seulement de l'eau absorbée pénètre dans les membranes ; le reste remplit les cavités et n'agit point sur le volume. — Ces observations de même que celles de Laves ne peuvent naturellement pas se comparer avec celles de Nägeli sur des cellules solides : celui-ci travaillait seulement sur des fibres corticales et non pas sur du bois, et si les dilatations qu'il indique sont énormes, c'est que par des réactifs chimiques il modifiait la structure moléculaire ; enfin les fragments de membranes de Nägeli pouvaient s'étendre dans tous les sens, tandis qu'ici des milliers de cellules serrées les unes contre les autres se gênaient mutuellement.

Du Hamel<sup>1</sup> avait déjà remarqué que le jeune bois contient moins de substance et plus d'eau que le vieux ; il fit voir que des jeunes tiges coupées en croix se courbent à l'intérieur en séchant : quelques-unes se couvrent de crevasses longitudinales dont la largeur peut atteindre jusqu'à  $\frac{1}{10}$  de leur circonférence.

Les mucus de la graine de coing et de lin ne sont que des dérivés de la cellulose qui se distinguent par une dilatation considérable. Cramer<sup>2</sup> a

<sup>1</sup> Du Hamel, Fällung der Wälder, trad. allem. de Schöllenbach, II, 38.

<sup>2</sup> Cramer in Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer, III, 7.

trouvé que du mucus de coing, mêlé à 100 fois son poids d'eau, forme une gelée à peine mobile ; à proportions égales le mucus de graines de lin est presque liquide.

C'est par l'expérience suivante que cet auteur déterminait la cohésion du mucus de coing renfermant différentes proportions d'eau. Un tube de verre était fermé en bas par un treillis métallique dont les mailles avaient en moyenne 0,079<sup>mm</sup> carrés. Il remplissait le tube successivement de mucus mêlé à différentes proportions d'eau, et observait chaque fois la hauteur de colonne nécessaire pour le faire passer à travers le treillis : la densité du mucus étant à très peu de chose près celle de l'eau, aucune réduction n'était nécessaire.

*D'après Cramer :*

Expérience.	Proportion de la substance solide.	Pression à laquelle l'écoulement s'arrêtait.
I.	1,60 %.	68 <sup>mm</sup>
II.	1,16	36
III.	0,908	24
IV.	0,747	18
V.	0,634	14

Ainsi la viscosité du mucus augmente bien avec la proportion de la substance solide, mais elle s'accroît plus vite que cette dernière.

(Dans le chapitre « Circulation de l'eau » on a déjà vu des données sur la force avec laquelle l'eau pénètre dans une membrane).

§ 113. *Influence de l'iode sur les membranes.* La coloration des membranes varie avec les substances dont elles sont composées et avec les principes qui agissent en même temps que l'iode ; les nuances principales sont : jaune, brun, bleu, violet, rouge violacé<sup>1</sup>.

Il est rare que la simple action d'une solution aqueuse d'iode arrive à produire une coloration bleue dans les membranes (tubes germinatifs de lichens) ; dans beaucoup de cellules (parenchyme succulent), on peut atteindre ce résultat en trempant les membranes dans une solution d'iode, les laissant sécher, puis les humectant de nouveau : dans des cas fort nombreux, la couleur bleue est produite par l'action combinée de l'acide sulfurique et de l'iode (rayons médullaires, parenchyme, couches internes des membranes des faisceaux fibro-vasculaires et de l'épiderme) ; lorsque tous ces réactifs restent sans effet, on arrive toujours au résultat désiré, en soumettant préalablement les membranes à l'action des acides miné-

<sup>1</sup> Comme les différentes couches d'une membrane (surtout si elle est un peu épaisse) offrent des compositions chimiques différentes, leurs nuances varient souvent.

raux et des alcalis. La cuticule <sup>1</sup>, les couches cuticulaires de l'épiderme, les membranes tubéreuses ne deviennent sensibles à l'influence de l'iode qu'après une immersion prolongée dans la potasse (ou momentanée si le liquide est chaud); pour les cellules corticales, ligneuses, les vaisseaux, etc., c'est l'acide azotique qu'il faut employer. C'est H. von Mohl <sup>2</sup> qui a fait connaître la plupart de ces réactions, et maintenant elles comptent parmi les auxiliaires les plus précieux du micrographe.

Mais dans un ouvrage récent, Nägeli a remis en question la signification de ces expériences de Mohl; appuyé sur la découverte de Commaille <sup>3</sup> qu'il se forme de l'acide iodhydrique dans une solution alcoolique aqueuse d'iode, que la présence de cette combinaison favorise la coloration des membranes, Nägeli prétend que les tubes germinatifs des lichens sont les seules membranes qui se colorent sous l'influence de l'eau et de l'iode : dans tous les autres cas le bleu est dû à l'action auxiliaire de l'acide iodhydrique. En étendant le champ de ses recherches, cet observateur en est venu à conclure <sup>4</sup> que dans tous les cas où une membrane se bleuit (excepté toujours les germes de lichens), la solution aqueuse d'iode renferme une des combinaisons suivantes : acide iodhydrique, iodure de potassium, d'ammonium, de zinc (ou d'autres métaux), acides sulfurique, phosphorique (chlorure de zinc ?); les acides sulfurique et phosphorique n'agissent peut-être pas directement sur le groupement moléculaire de l'iode, ils favorisent plutôt la production d'acide iodhydrique en décomposant l'alcool (de la solution) en quelque une des combinaisons organiques de la cellule; la couleur bleue peut donc toujours être attribuée à la présence d'une combinaison iodée. Ces combinaisons auxiliaires n'agissent pas seulement en dilatant la membrane et changeant plus ou moins sa nature chimique; elles ont une influence directe sur la production de couleur bleue : elles exercent sur les forces moléculaires un effet particulier et les

<sup>1</sup> Cette réaction a été découverte par Hofmeister (Sitzungsber. d. k. sächs. Gesell. d. Wiss. Leipzig, 1853, 20 février, p. 21).

<sup>2</sup> H. v. Mohl, Vermischte Schriften bot. Inhalts, 1845, p. 334 et Bot. Zeitung, 1847, p. 497. Dans le premier de ces travaux il indique la part qui revient à Meyen et à Schleiden de ces découvertes.

<sup>3</sup> Commaille, Journal Pharm. Chimie, 1859, I, 409, de l'acide iodique ne se forme pas dans ce cas. Nägeli remarque qu'il n'est point indifférent d'employer des solutions fraîches ou vieilles d'iode, les dernières contiennent toujours de l'acide iodhydrique, le seul moyen d'y échapper est de mettre les membranes dans de l'eau pure avec de l'iode.

<sup>4</sup> Nägeli, « Bot. Mith. » (Sitzungsb. der k. bayer. Akad. d. Wiss., 1863, p. 383).



molécules d'iode se trouvent ainsi disposées dans l'arrangement correspondant à la couleur bleue. Si après avoir pénétré dans la membrane, ces combinaisons sont écartées, la coloration cesse aussitôt<sup>1</sup>; celle-ci n'est aucunement liée à la dilatation, puisque d'autres réactifs qui dilatent la membrane (acide chlorhydrique, azotique, oxyde de cuivre et ammoniacque) sont sans effet à cet égard (l. c. p. 382); puisque de plus une membrane bleuie puis soigneusement lavée, reste dilatée mais cesse de se colorer dans la solution aqueuse d'iode.

L'étendue des observations de Nægeli à ce sujet m'empêche de les citer ici. Elles se rapportent surtout aux membranes qui bleuissent sans avoir été préalablement traitées par la potasse, l'acide nitrique ou le réactif de Schulze. Je rapporterai cependant quelques-unes de ses considérations les plus importantes.

La proportion d'iode fixé dans les tissus n'a pas d'influence sur la nuance produite, mais seulement sur son intensité. Lorsque, pendant que l'iode agit, il se produit de l'acide iodhydrique, le jaune clair se transforme en bleu foncé; souvent si dans la membrane se rencontrent plusieurs substances à réactions différentes, l'absorption trop prolongée d'iode transforme le bleu en brun. Lorsque des membranes colorées se dessèchent sans éprouver d'autre modification physique ou chimique, elles conservent ordinairement leur couleur (l. c. p. 370); mais si l'eau qui les baignait se trouve être une solution qui devient plus concentrée par l'évaporation, la substance qu'elle contient peut agir sur les molécules d'iode et changer la couleur. Lorsqu'une membrane colorée sèche ou humide se décolore, la nuance change souvent et passe du bleu au rouge et au jaune. — Les vapeurs d'iode (l. c. p. 373) colorent toutes les membranes sèches en jaune ou en brun. « Lorsque aucune autre substance n'est là qui favorise la réaction de l'iode, les membranes imbibées d'eau n'en absorbent pour la plupart pas du tout; quelques-unes se colorent en jaune et en brun ou en rouge et en violet, un très-petit nombre en bleu. Ces couleurs appartiennent aux hydrates de carbone (?) de la membrane et ne proviennent nullement des substances étrangères (combinaisons protéiques) qu'elle peut renfermer. »

§ 114. *Les phénomènes moléculaires liés à la croissance des membranes* n'ont pas été aussi bien élucidés que ceux qui concernent les grains d'amidon le furent par Nægeli; cet auteur a cependant démontré que les membranes croissent aussi par intercalation de nouvelles molécules entre celles qui existent déjà; les arguments qu'il invoque contre l'ancienne théorie de croissance par apposition de nouvelles couches sont sans réplique; de nombreux faits, sur lesquels il a jeté un jour tout nouveau, ne sont explicables que par

<sup>1</sup> L. c., p. 380.

l'intussusception et dans quelques cas où sa théorie est d'une application un peu plus difficile, elle a tout au moins pour elle une grande vraisemblance. On peut en tous cas admettre comme un fait parfaitement prouvé que la croissance en surface des membranes se fait par intussusception.

Mais si déjà dans les grains d'amidon dont la composition chimique presque partout la même est relativement simple, les phénomènes moléculaires de la croissance n'étaient explicables que par une longue série de raisonnements et de déductions ingénieuses, que sera-ce des membranes dans la composition desquelles entrent de nombreuses combinaisons chimiques et qui sont le siège de transformations constantes ? les tensions que nous avons vues jouer un si grand rôle chez les grains d'amidon, seront ici bien plus difficiles à apprécier ; elles seront en outre modifiées par le nombre des cellules serrées les unes contre les autres.

Originellement, la membrane se sépare du protoplasma sous forme de cellulose ; mais celle-ci ne se rencontre nulle part, ni dans la sève ni dans le protoplasma ; cependant les membranes doivent évidemment tirer leur origine d'une solution. Il est donc plus que probable que la substance aux dépens de laquelle se forment les molécules de cellulose, se transforme au moment de sa solidification. Il se passe ici quelque chose d'analogue à ce que nous avons vu pour les grains d'amidon, et vu des grands rapports qui existent entre la substance amylicée et la substance cellulosique, nous pouvons admettre que toutes deux prennent naissance au sein de la même solution ; seulement la première se solidifie à l'intérieur du protoplasma et la seconde à sa superficie<sup>1</sup>. Cette manière de voir paraîtra encore plus vraisemblable, si l'on réfléchit que les grains d'amidon servent presque partout de matériaux pour la formation des membranes et que c'est à la suite de leur dissolution que se répand dans le protoplasma la substance nécessaire à cette fonction. Nous avons vu plus haut que les grains d'amidon prennent naissance dans une solution glycosique et en se dissolvant redeviennent glycose ; nous pouvons donc bien affirmer que les molécules de cellulose dérivent également de la glycose. Nous avons déjà montré dans un chapitre précédent, que partout où des membranes celluloses se forment et se développent, les grains d'amidon voisins disparaissent en se transformant en glycose. Pendant la germination de la date, la cellulose de l'endosperme se dissout, pénètre dans le suçoir sous forme de glycose et d'amidon, se répand dans le germe et disparaît à mesure que les nouvelles membranes se développent.

Quelle que soit la substance que contient la solution-mère des molécules de cellulose, elle pénètre par imbibition dans la première couche formée de la membrane et là la transformation chimique continue, de

<sup>1</sup> Nägeli, « Stärkekörner, » p. 329.

nouvelles molécules se solidifient entre celles qui existent déjà; ces dernières s'accroissent aussi. Les déductions de Nägeli tendent à prouver irréfutablement cette thèse <sup>1</sup>. — Le même auteur s'attache aussi à montrer quelles difficultés rencontre l'hypothèse de la croissance par apposition. On est d'abord forcément amené à admettre que la croissance en surface des membranes provient non pas d'une force moléculaire qui leur soit inhérente, mais d'une dilatation passive causée par l'augmentation de volume de leur contenu <sup>2</sup>. Il faudrait attribuer à ces couches une dilatabilité telle qu'elles pussent acquérir une longueur 100 et même 1000 fois plus considérable que leur longueur primitive, ou bien supposer que chaque couche se déchire et fait place à une autre d'un diamètre plus considérable. La première hypothèse supposerait un amincissement marqué de la membrane qui n'a jamais été observé, et d'ailleurs une pareille dilatabilité paraît bien problématique. La seconde, qui ne repose non plus sur aucune observation, rendrait impossible la structure stratifiée chez toute membrane qui n'a pas atteint ses dimensions définitives.

L'hypothèse que l'augmentation de surface des membranes n'est due qu'à la pression de leur contenu, soulève encore d'autres objections. Cette pression devrait obéir aux lois hydrostatiques et par conséquent s'exercer également sur tous les points de la membrane. Si la résistance de celle-ci était partout la même, une cellule isolée devrait se rapprocher toujours plus de la forme sphérique. L'observation montre que dans la plupart des cas, c'est le contraire qui arrive; il faudrait donc admettre que les membranes n'opposent point la même résistance dans toutes les directions. Cette inégalité serait dans certains cas très-considérable; par exemple, une cellule cylindrique de *Nitella syncarpa* s'accroît jusqu'à 2000 fois en longueur et 10 fois seulement en largeur. La différence est encore plus considérable chez les *Spirogyra* qui s'allongent et se divisent sans que leur diamètre change jamais. La diminution de volume succédant à un affaiblissement de la pression intérieure devrait au moins reproduire les inégalités de la dilatation. Nägeli a réalisé cette condition dans du sirop de sucre et a vu que, par exosmose, les cellules de *Spirogyra* deviennent seulement de 4 % plus courtes et de 5 % plus étroites.

La théorie de l'apposition rencontre des difficultés encore plus grandes dans les cas où une zone horizontale de la membrane croît plus énergiquement que le reste de celle-ci (par exemple: *Floridées* filamenteuses, *Antithamnion cruciatum*, *Plerothamnion plumosum*, etc. Nägeli, l. c. p. 280) ou dans les cas où de nouveaux fragments de membrane s'intercalent en certains points comme chez les *Diatomées* et chez les *Desmidiées*; enfin cette théorie est absolument incapable d'expliquer la croissance par le sommet de certaines cellules, par exemple chez les *Caulerpa* <sup>3</sup>. S'agit-il de la torsion si fréquente dans la croissance longitudinale des cellules, la théorie de l'apposition s'arrête encore devant des complications inextricables, tandis que celle de l'intussusception explique la chose très-simple-

<sup>1</sup> Si je ne traite pas ce sujet aussi à fond qu'il le mériterait, c'est qu'Hofmeister dans le premier volume de ce traité y accordera une attention particulière.

<sup>2</sup> Nägeli, « *Stärkekörner*, » p. 279.

<sup>3</sup> Voy. Unger, *Anat. und Physiol.*, p. 95.

ment. Il suffit de supposer, par exemple chez les Characées, que les couches externes de la membrane ont crû plus vite que les internes et que le dépôt de nouvelles molécules s'est fait suivant des lignes qui ne sont pas mathématiquement parallèles aux bords de la cellule cylindrique, mais un peu obliques (v. § 112, Cramer).

La croissance par intussusception suppose aussi une différence de cohésion entre les molécules dans différentes directions, lorsque le développement n'a pas lieu également dans tous les sens : le dépôt de nouvelles molécules se fera alors dans la direction de moindre résistance. Mais cette hypothèse ne rencontre point ici les mêmes difficultés que dans la théorie de l'apposition : au lieu des énormes différences de dilatabilité qu'il nous fallait alors admettre, la plus légère inégalité nous suffit ici. Une cellule doit-elle par exemple croître beaucoup en longueur, nous supposerons simplement une structure moléculaire telle que la résistance soit un peu plus faible dans cette direction; pourvu que les nouvelles molécules déposées ne changent rien à l'arrangement existant, les mêmes conditions se perpétueront et peu à peu une différence de cohésion infiniment petite pourra devenir la cause d'une croissance asymétrique.

Ainsi les raisonnements de Nägeli démontrent pour la croissance en surface des membranes, l'hypothèse de l'intussusception. Ils la rendent très-vraisemblable, lorsqu'il s'agit du dépôt de nouvelles molécules dans la direction radiale. En outre, Nägeli a montré par des mesures exactes, dans des cas d'une observation facile, que certaines membranes s'épaississent dans des circonstances qui excluent absolument toute idée d'apposition de couches. Par exemple chez les *Gloeocapsa* et les *Gloeocystis*, ce ne sont pas seulement les membranes des cellules de seconde génération en contact avec l'utricule primordial, mais aussi l'enveloppe commune qui s'accroissent en épaisseur et en diamètre : le volume de cette dernière s'accroît chez la *Gloeocapsa nigrescens* de 830 à 10209 micromill. cubes. Chez la *Gloeocapsa rubicunda*, la membrane de la cellule primitive (enveloppe commune) se compose d'une couche extérieure incolore et d'une couche intérieure rouge; les membranes des cellules de générations successives sont rouges; la couche incolore s'épaissit peu à peu de 2,5 micromill. à 15,5 micromill.; les couches colorées (composées de la couche interne de la cellule primitive et des membranes des cellules secondaires) s'épaississent de 1,5 à 4 micromill. Le volume de l'enveloppe incolore d'abord de 459 micromill. cubes est à la fin de 100367 micromill. cubes, et celui de la partie colorée (en retranchant les cavités des cellules) d'abord de 6,0 est à la fin de 12655 micromill. cubes — Enfin Nägeli montre que chez la *Caulerpa*, la stratification des membranes et les protubérances celluloses qui chez cette plante pénètrent dans l'intérieur de la cellule ne peuvent absolument pas être expliquées par l'apposition de nouvelles couches sur les anciennes. Les filaments qui traversent les cavités des cellules prennent naissance à un moment où la membrane est extrêmement mince et eux-mêmes échappent d'abord à toute mesure; ils s'épaississent en même temps que la membrane et revêtent comme elle une structure stratifiée. Lorsque les cellules ont atteint tout leur développement, ces filaments traversent les membranes jusqu'à la couche superficielle (cuticulée?). Dans toute la portion qui traverse la

membrane ils sont parfaitement cylindriques; cela est incompatible avec la théorie de l'apposition d'après laquelle ces filaments devraient se rétrécir de l'intérieur à l'extérieur et se terminer en pointe; leur croissance tout au moins dans la portion qui traverse la membrane ne saurait donc se faire que par intussusception.

La croissance par intussusception telle que Nägeli l'a décrite, n'est point nécessairement uniforme dans toutes les directions; dans certaines circonstances les couches internes, moyennes, externes d'une membrane peuvent croître plus vite les unes que les autres; certains points d'une couche, mieux nourris, pourront même se développer davantage; c'est ainsi que se forment à l'extérieur des membranes, les pores, les fils spiraux, etc., et à l'intérieur, dans les cellules isolées (pollen, poils, spores, etc.), les aiguillons, verrues et autres protubérances.

A l'occasion de ses recherches sur les stries des membranes, Nägeli est revenu encore une fois sur la croissance par intussusception<sup>1</sup>. Il affirme plus positivement que jamais que la stratification des membranes de même que celle des grains d'amidon n'a d'autre origine que des modifications intérieures dans la substance cellulosique existante; les stries doivent remonter à une cause semblable. « De même que pendant la croissance en épaisseur, de jeunes couches plus délicates s'intercalent entre les autres, de même aussi pendant la croissance en surface, de jeunes stries font leur apparition. Comme la croissance en surface suppose un agrandissement dans deux directions, les stries doivent nécessairement courir dans deux sens. » On comprend, ajoute-t-il, que les couches aussi bien que les stries soient d'autant plus nettes que la croissance a été plus rapide.

La formation des élatères des spores d'Equisétacées, telle qu'elle a été expliquée par Sanio et Hofmeister<sup>2</sup>, montre que les modifications qui avec les stries s'introduisent dans une membrane d'abord homogène peuvent aller jusqu'à l'entier isolement des parties les plus denses.

L'intercalation de nouvelles molécules dans les couches cellulosiques se trouve soumise comme chez les grains d'amidon à deux conditions (Nägeli, Stärkeköerner, 329) : l'arrangement moléculaire et les tensions occasionnées par la croissance elle-même. L'influence de la membrane sur la lumière polarisée, et sa structure visible suffisent pour prouver que l'arrangement moléculaire doit être symétrique et réglé par le rayon et la tangente de la cellule. Les changements de forme des morceaux de membranes détachés dénotent d'un autre côté des tensions dans leur intérieur; mais nous ne connaissons rien de spécial à ce sujet, rien de l'effet produit par la pression de la sève et par celle des cellules voisines. Nous manquons donc encore de documents essentiels pour donner une description complète des phénomènes moléculaires qui accompagnent la croissance des membranes cellulaires.

<sup>1</sup> Nägeli, Bot. Mitth., I. c., 1862, p. 187.

<sup>2</sup> Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot., III, 287.

## a. Cristalloïdes.

§ 115. C'est Nägeli <sup>1</sup> qui a démontré que les corps d'apparence cristalline, qui se rencontrent fréquemment dans les organes persistants des plantes (graines, tubercules, etc.) et qui, à côté d'autres substances, contiennent toujours une forte proportion de combinaisons albumineuses, ne sont pas des cristaux, mais des cristalloïdes <sup>2</sup>; ils se distinguent par des caractères importants des véritables cristaux et se rapprochent en bien des points des organismes tels que les membranes cellulosiques et les grains d'amidon. Quoiqu'on puisse au premier coup d'œil les prendre pour des cristaux, tant ils s'en rapprochent par leur apparence extérieure, Nägeli a prouvé par des mesures exactes (sur les cristalloïdes de la noix de Para) qu'un même angle peut dans des circonstances analogues varier de deux à trois degrés, et que les surfaces opposées ne sont pas toujours exactement parallèles. Une autre différence encore plus frappante, et que Cohn a remarquée, existe dans le pouvoir d'imbibition des cristalloïdes et dans les dilatations qu'ils éprouvent sous l'influence de certains réactifs; dans ces circonstances leurs angles peuvent changer de 15 à 16°; ils se comportent en cela comme les parties organisées des cellules. Les rapports des molécules entre elles ne sont par conséquent pas les mêmes que dans les vrais cristaux; chacune peut s'entourer d'une couche liquide et la retenir avec tant de force, que les molécules voisines s'écartent les unes des autres et que le cristalloïde augmente ainsi de volume; les cristaux, au contraire sont toujours imperméables aux liquides, parce que la cohésion des molécules est plus forte que leur affinité pour l'eau. Les réactifs qui dilatent les cristalloïdes, ne pénètrent pas uniformément dans toutes leurs parties et c'est pourquoi les angles changent; des tensions intérieures se font sentir et finalement se manifestent à l'extérieur par des crevasses; les couches liquides qui en-

<sup>1</sup> Nägeli, « Bot. Mitth., » Sitzungsab. d. k. bayer. Akad. der Wiss., 1862, p. 293.

<sup>2</sup> Hartig qui les a découverts, les a bien désignés sous ce nom (Bot. Zeitung, 1856, p. 262), mais il l'employait comme synonyme de cristal et n'avait pas remarqué les différences qui existent entre ces deux objets. Il faudrait également renoncer, une fois pour toutes, à l'expression de « cristaux de protéine, » puisque ce ne sont pas des cristaux et qu'ils se composent d'un mélange de substances diverses. En outre la protéine n'existe pas dans les tissus; ce n'est pas le type d'un groupe de combinaisons mais bien plutôt le radical; il faudrait au moins les baptiser substances « de nature protéique. »

veloppent les molécules ne sont donc pas partout d'égale épaisseur, et celles-ci ne sont pas sphériques.

Du pouvoir imbibant des cristalloïdes et de la circonstance qu'ils sont moins compactes à l'intérieur qu'à l'extérieur, Nägeli a conclu qu'ils s'accroissent par intussusception comme les grains d'amidon et non pas par apposition comme les cristaux. La substance qui occupe l'intérieur des gros cristalloïdes, n'est point analogue à celle des petits; tous sont enveloppés d'une couche compacte qui ne se rencontre qu'une fois dans leur épaisseur; s'ils croissaient par apposition, on devrait trouver à l'intérieur des plus gros celles de ces couches qui se trouvaient autrefois à leur superficie. Nägeli s'élève aussi contre l'hypothèse d'après laquelle ils seraient primitivement sphériques. Ils se distinguent des grains d'amidon dont ils se rapprochent par tant de points, en ce qu'ils n'ont pas de centre organique; leurs couches moléculaires sont par conséquent planes au lieu d'être concentriques. Les tensions intérieures dont les grains d'amidon sont le théâtre, et l'alternance des couches plus ou moins denses qui en est la conséquence, n'ont donc pas de raison d'être chez les cristalloïdes.

Les cristalloïdes, du moins ceux qu'a examinés Nägeli, se rapprochent encore en un point des membranes cellulaires et des grains d'amidon; ils sont composés de deux substances intimement mélangées et de solubilité différente; lorsque, par des dissolvants quelconques, on a extrait la plus soluble, la seconde se présente sous la forme d'un squelette qui, tout en ayant l'aspect extérieur du cristalloïde, s'en distingue pourtant par son peu de densité.

Appuyé sur les nombreux points de contact des cristalloïdes avec les grains d'amidons et les membranes cellulaires, Nägeli affirme que leur constitution moléculaire doit être la même; ils se composent de molécules cristallines infiniment petites, formées elles-mêmes d'un grand nombre « d'atomes; » ces molécules se touchent (c'est-à-dire ne sont pas séparées par une substance pondérable) à l'état sec; à l'état humide, elles sont entourées de couches d'eau. L'influence des cristalloïdes sur la lumière polarisée confirme cette manière de voir; comme pour toutes les substances organiques, cette influence est très-faible comparée à celle des cristaux.

Si j'ai ici mis surtout en avant les travaux de Nägeli, c'est non-seulement parce que ce sont les plus récents, mais aussi parce que c'est lui qui a traité ce sujet le plus à fond, et que non content de l'observation pure, il s'est aussi occupé de la structure et de la théorie moléculaire.

α) Plusieurs observateurs (Hartig, Radlkofer, Maschke, Holle, Cohn, Nägeli) sont d'accord pour reconnaître que les combinaisons albumineuses jouent toujours un rôle important dans la constitution des cristalloïdes ; bien des faits montrent, de plus, que ce sont ces mêmes combinaisons qui déterminent les réactions de ces organismes (coloration par l'iode en jaune ou brun ; accumulation du carmin dissous ; apparition de la couleur de la xanthoprotéine sous l'influence de l'acide azotique et de la potasse ou de l'ammoniaque ; la coloration par le réactif de Millon, par l'acide sulfurique et le sucre ; par l'acide chlorhydrique ; la solubilité dans les alcalis, et par-dessus tout la coagulabilité qui donne aux cristalloïdes le pouvoir de résister à l'effet des dissolvants peu énergiques). Maschke <sup>1</sup>, qui a entrepris une analyse chimique soignée des cristalloïdes de la noix de Para, a reconnu qu'ils se composent de caséine, combinée avec un acide encore indéterminé lequel est la cause de leur solubilité dans l'eau chaude. Les cristalloïdes dissous dans de l'eau à 40 ou 50° se reforment par évaporation de la solution, et sont d'abord mous et glutineux ; traités par l'alcool, ils deviennent durs et se coagulent.

C'est Nägeli qui a réussi à décomposer les cristalloïdes en deux combinaisons de solubilité différente. Les cristalloïdes de la noix de Para, traités à la fois par un acide faible et par une solution concentrée de glycérine, se modifient peu à peu de l'extérieur à l'intérieur ; ils deviennent plus transparents et moins réfringents (Nægeli, l. c. p. 231). La plupart tombent en morceaux. Le squelette est très-fragile, il a la forme et la grosseur du cristalloïde primitif ; ses angles et ses arêtes sont souvent encore très-bien dessinés. L'iode le colore en jaune ; Nägeli l'estime à  $\frac{1}{10}$  de la masse du cristalloïde. Le squelette qui survit lorsqu'on a traité par l'alcool, l'éther et les acides, les cristalloïdes colorés du fruit de *Solanum americanum* est également très-fragile, d'une densité très-faible et de composition albumineuse. La portion extraite dans l'alcool et les acides n'est donc pas seulement la matière colorante.

L'analyse chimique doit aussi s'efforcer d'isoler et de déterminer les différents principes qui entrent à des proportions diverses dans la composition des cristalloïdes ; mais cette étude n'offre pas d'intérêt général.

β) L'existence, à l'intérieur des cristalloïdes, d'une substance moins compacte et plus soluble qu'à l'extérieur, ressort aussi bien des travaux de Cohn sur les pommes de terre, que de ceux de Nägeli sur la noix de Para.

γ) Certains réactifs (solution de potasse diluée, ammoniaque, acide acétique, etc.) font dilater les cristalloïdes jusqu'au double de leur diamètre primitif. Ce caractère observé par Radlkofer sur les cristalloïdes de *Lathraea*, *Ricinus*, *Sparganium ramosum*, par Nägeli sur ceux de la noix de Para et par Cohn sur ceux des pommes de terre est probablement commun à tous ces organismes.

δ) La forme des cristalloïdes est, ainsi que je l'ai déjà signalé, remarquablement semblable à celle des vrais cristaux. Elle varie d'une plante à l'autre et dans la même plante montre différentes dérivations du même

<sup>1</sup> Maschke, « Ueber den Bau und die Bestandtheile der Kleberbläschen in *Bertholletia*, etc. » *Bot. Zeitung*, 1859, p. 441.



système. Les cristalloïdes de *Bertholletia excelsa* ressemblent à des rhomboédres, mais après un examen attentif Nägeli les rapporte plutôt au système clinorhombique. Ceux des grains d'aleurone du ricin sont tétraédriques ou octaédriques; ceux de *Sparganium ramosum* sont de véritables rhomboédres (Radlkofer); ceux de *Lathraea squamaria* sont, d'après le même auteur, des plaques carrées, rectangulaires, ou trapézoïdes; ils appartiennent au système cubique ou au rhombique; ceux que Cohn a découvert dans les tubercules de pommes de terre sont des cubes parfaits. Les cristalloïdes colorés des fruits de *Solanum americanum* sont, d'après Nägeli, des tables qui ne sont autre chose que de petites colonnes rhombiques; ils sont disposés en plaques ou dans des glandes.

c) Le clivage, qui dénote toujours un arrangement moléculaire parfaitement régulier, a été observé sur plusieurs cristalloïdes. Sous l'influence de l'eau, les cubes des pommes de terre se scindent en deux ou quatre morceaux. Nägeli a décrit le clivage des cristalloïdes de la noix de Para, dans différentes circonstances; Radlkofer le clivage de ceux de *Sparganium ramosum* sous l'influence de l'eau et de l'ammoniaque, et de ceux du Ricin sous l'influence de l'ammoniaque froid.

ç) L'influence sur la lumière polarisée (biréfringence) a été observée par Maschke sur les cristalloïdes de la noix de Para et par Radlkofer sur ceux de *Lathraea squamaria*. Les cristalloïdes colorés du *Solanum americanum* sont, d'après Nägeli, sans effet sur la lumière polarisée. D'après Marbach et Cohn, les cristalloïdes de pommes de terre placés sur une plaque de mica donnant le rouge de premier ordre montrent une coloration bleue ou jaune. — Les cristalloïdes de la noix de Para traités par l'alcool conservent d'après Maschke et Radlkofer leurs propriétés biréfringentes; ceux de *Lathraea* la perdent en se coagulant, ce qu'il faut attribuer à la destruction des molécules cristallines.

---

Les données qui précèdent sont empruntées, indépendamment des travaux de Nägeli et de Hartig, aux ouvrages suivants: L. Radlkofer: *Ueber die Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und thierischen Ursprungs.* > Leipzig 1859. — Maschke: < *Ueber den Bau und die Bestandtheile der Kleberbläschen,* > etc. Bot. Zeitg. 1859, p. 409. — Cohn: < *Ueber Proteinkrystalle in den Kartoffeln* > — (il les a découverts dans les tubercules, dans le parenchyme le plus rapproché de l'écorce) in dem 37. Jahresberichte der Schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 1858, Breslau.

---

Pour le moment, il n'y a rien à dire de la structure moléculaire des grains d'aleurone non cristallins; leur anatomie est à peine connue, et il ne peut être pour le moment question de les soumettre aux recherches physiques, qui ont si bien réussi à Nägeli pour les grains d'amidon, etc.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Hartig, *Entwicklungsgeschichte des Pflanzenkeims, dessen Stoffbildung und Stoffwandlung.* Leipzig, 1858. — A. Trécul, Note sur les cristaux organisés et vi-

## d. Protoplasma

(Avec des remarques sur la chlorophylle et le nucleus).

§ 116. *Structure moléculaire*<sup>1</sup>. Je ne connais aucun fait empêchant d'admettre que l'eau et la substance solide sont unies dans le protoplasma d'après le même type que, dans les grains d'amidon, les membranes cellulaires et les cristalloïdes. L'hypothèse que la substance organique du protoplasma et de la chlorophylle se présente sous la forme de molécules imperméables en elles-mêmes, mais pouvant par suite de l'imbibition s'envelopper de couches liquides plus ou moins épaisses, est le seul moyen de rendre compte d'une manière satisfaisante de différents faits; elle nous explique pourquoi en même temps que le volume augmente avec l'eau d'imbibition, la cohésion diminue; pourquoi les molécules finissent par devenir si mobiles les unes autour des autres, que le protoplasma très-riche en eau offre beaucoup des qualités d'un liquide, sans pourtant en devenir jamais un. La propriété du protoplasma même le plus liquide, abandonné à lui-même et poussé par des forces qui lui sont propres, la propriété d'éprouver des modifications soit dans ses contours extérieurs soit dans sa substance même, est incompatible avec les caractères d'un liquide véritable; elle repose en effet évidemment sur le fait que les plus petites particules de substance sont attirées et repoussées par des forces qui ne sont pas les mêmes dans toutes les directions; c'est précisément le contraire de ce qui se passe dans les liquides. De plus, entre les deux extrêmes de protoplasma presque solide et presque liquide, on rencontre beaucoup de degrés intermédiaires et l'on est forcément amené à conclure que si la structure moléculaire n'est pas identiquement la même dans tous les cas, elle varie au moins bien peu.

Si le protoplasma était liquide, ce serait évidemment une solution et une solution douée de propriétés absolument inexplicables: elle reste nettement séparée de l'eau de la sève ou de l'eau

vants, Comptes rendus, 1858, XLVII, 255. — Holle, dans le Neues Jahrbuch für Pharmacie, von Walz und Winckler, 1858, X, cahier 1 et 1859, XI, cahier 6. — A. Gris, Recherches anatomiques et physiologiques sur la germination. Paris, 1864. — Sachs, Keimung des Samens von Allium Cepa, Bot. Zeitung, 1863, p. 57.

<sup>1</sup> Pour la partie chimique de ce sujet, voyez le chapitre « Transformation des substances. »

ambiante (dans les protoplasmas nus); dans un certain état (vivant), elle a la propriété d'empêcher le passage des solutions aqueuses de matière colorante; dans un autre état (mort), elle les attire au contraire fortement. La formation des vacuoles est tout aussi incompatible avec les caractères d'un liquide véritable, puisqu'elle suppose dans la substance des rapports de cohésion tout à fait contraires à l'indifférentisme absolu des molécules liquides.

Le protoplasma aqueux se rapproche d'un liquide en deux points: pressé de tous côtés également par l'eau, il se forme en gouttes arrondies; au contact d'une substance solide, il se comporte comme un liquide visqueux; mais ces deux propriétés ne nous arrêteront pas un instant, si nous réfléchissons que les molécules séparées par des couches liquides épaisses sont trop éloignées les unes des autres, pour pouvoir opposer à une pression venant de l'extérieur une résistance sensible (par suite de la cohésion). La mobilité elle-même des molécules du protoplasma n'est pas suffisante pour le faire assimiler à un liquide, puisqu'elle n'est pas la même dans toutes les directions et varie suivant l'âge de l'organisme.

Il ne faut pas non plus se représenter cette structure moléculaire comme celle d'un squelette spongieux, dans les mailles duquel l'eau vient se loger; cette hypothèse est rendue impossible par le fait même de la mobilité des molécules les unes sur les autres. — La seule supposition qui nous reste maintenant, accompagnée d'une vraisemblance suffisante, est donc celle qui représente le protoplasma comme composé de molécules isolées, séparées les unes des autres par des enveloppes aqueuses plus ou moins épaisses.

Je ne puis pas encore dire grand'chose de la forme de ces molécules, les observations à ce sujet faisant presque complètement défaut; il me paraît cependant certain qu'elles ne sont pas sphériques; si elles avaient cette forme leurs forces d'attraction, soit pour l'eau, soit pour les molécules voisines, seraient égales dans tous les sens; la forme extérieure de tous ces organismes montre que leur croissance (par intussusception) dépend dans différentes directions de forces variables, dont l'origine serait inexplicable, avec des molécules sphériques.

Les recherches faites avec l'aide de la lumière polarisée, n'ont jusqu'à présent donné aucun renseignement sur la forme cristalline de ces molécules; peut-être les observations n'ont-elles pas été faites avec tout le soin désirable. Lors même, cependant, qu'on n'arriverait jamais à constater un effet du protoplasma, de la chloro-

phylle et du nucleus sur la lumière polarisée, ce ne serait pas un motif suffisant pour affirmer que les molécules ne sont pas cristallines; elles pourraient appartenir au système régulier, ou même tout en étant biréfringentes être groupées de telle façon qu'il ne soit produit aucun effet visible à l'œil de l'observateur.

Les différences de cohésion à l'intérieur d'un organisme protoplasmique ne sont jamais aussi considérables que dans un grain d'amidon ou dans une membrane cellulaire. Bien des circonstances me font penser cependant que la cohésion diminue de l'extérieur à l'intérieur, tandis que la proportion d'eau augmente; peut-être y a-t-il un ou plusieurs minima de cohésion en des points déterminés. Cette dernière idée m'est suggérée par la formation des vacuoles qui évidemment prennent naissance dans les points de moindre cohésion, et par la variabilité des courants dans le plasmodium.

α) Les cas dans lesquels la mobilité du protoplasma se rapproche de celle des liquides sont les suivants: Formation du protoplasma sorti des tubes de Vaucheria en gouttes arrondies dans l'eau; déformation des zoospores<sup>1</sup> sortant par des ouvertures trop étroites; fusion des masses protoplasmiques de deux cellules voisines dans la formation des zygo-spores des conjuguées<sup>2</sup>. Le protoplasma vert, qui forme les bandes de chlorophylle des Spirogyra, se réduit souvent en petites sphères lorsque ces algues se désorganisent<sup>3</sup>.

β) L'élasticité du protoplasma vivant se trouve mise en évidence lorsqu'on plonge des cellules dans des réactifs indifférents mais avides d'eau (sirop de sucre, glycérine); ceux-ci absorbent l'eau de la sève et en même temps l'utricule primordial (protoplasmique) se contracte sans montrer de plis et se sépare de la membrane cellulosique. D'après Nägeli, la superficie de l'utricule peut ainsi se réduire à  $\frac{1}{11}$  ou même à  $\frac{1}{25}$  de sa surface primitive<sup>4</sup>, et ensuite en absorbant de l'eau par endosmose reprendre ses dimensions premières. Dans les cellules des poils staminaux de Tradescantia, la contraction est plus forte dans la direction longitudinale que dans la transversale; l'utricule se sépare des parois horizontales, bien avant de quitter les longitudinales. La diminution de surface de l'utricule primordial est probablement liée avec la perte d'une partie de l'eau que contiennent ses tissus; mais les observations directes manquent à cet égard.

γ) Nous ne connaissons rien des propriétés d'imbibition et de dilatation des organismes protoplasmiques.

δ) La formation des vacuoles nous permet de nous faire une idée des rapports qui existent entre l'imbibition et la cohésion; c'est sur la chloro-

<sup>1</sup> Nägeli, Pflanzenphys. Unters., I, table 1, 10 B.

<sup>2</sup> De Bary, Unters. über die Familie der Conjugaten. Leipzig, 1858.

<sup>3</sup> Nägeli, l. c., p. 11.

<sup>4</sup> Nägeli, l. c., cahier, I, 2.

phylle qu'elles ont été le mieux observées par H. von Mohl qui les décrit de la manière suivante<sup>1</sup> : Les rubans de chlorophylle des *Spirogyra* éprouvent, lorsqu'on coupe les cellules sous l'eau, diverses modifications : ils se gonflent et sur des espaces plus ou moins allongés se couvrent de protubérances irrégulières, arrondies ou ovales. Celles-ci sont d'abord uniformément vertes, plus tard apparaissent dans leur sein une ou plusieurs vésicules incolores entourées d'une substance muqueuse homogène. Ces vésicules ne se bornent pas à soulever une simple pellicule à la superficie de la masse de chlorophylle ; mais elles sont bien véritablement dans l'intérieur et repoussent la matière verte de tous côtés. H. von Mohl conclut de ces faits que la substance des rubans de chlorophylle n'est pas homogène, mais attire l'eau à l'intérieur avec plus d'énergie qu'à l'extérieur. Les modifications qu'éprouvent les masses de chlorophylle de l'*Anthoceros lævis* au contact de l'eau sont du même genre ; elles se gonflent, leurs projections radiales se raccourcissent et elles finissent par prendre une forme irrégulièrement arrondie : dans leur sein se forment une ou deux grosses vésicules ou un grand nombre de petites qui leur donnent une apparence boursoufflée (p. 107, l. c.). — Sous l'influence de l'eau les grains de chlorophylle pariétaux se dilatent en se boursoufflant ; dans leur sein se forment une ou plusieurs vacuoles. Les grains de chlorophylle du *Ceratophyllum demersum* ne se modifient pas ou presque pas au contact de l'eau.

On peut expliquer ces faits de la manière suivante : La substance de la chlorophylle est pénétrée de part en part d'une solution plus abondante à l'intérieur que dans les couches moléculaires périphériques. Dans la cellule vivante, cette solution est avec la sève ambiante dans un état d'équilibre endosmotique ; au contact de l'eau, cet équilibre est détruit. La solution attire l'eau qui pénètre dans les interstices moléculaires et qui à mesure qu'elle avance, est attirée avec plus de force, puisque la solution est plus abondante à l'intérieur. Par ce fait la cohésion diminue et finit par être vaincue ; une fissure se manifeste ; elle se remplit immédiatement du liquide contenu dans les interstices moléculaires voisins et prend peu à peu l'aspect d'une vésicule entourée d'une membrane endosmotique et pleine d'une solution concentrée. Elle augmente peu à peu en diamètre par endosmose, et tout en se dilatant repousse de tous côtés la masse de protoplasma. La chlorophylle paraît composée de deux substances, l'une moins dilatable et intimement unie à la matière colorante verte ; l'autre muqueuse, incolore qui se masse autour de la vacuole, se dilate avec elle tandis que la première ne cédant pas est irrégulièrement écartée ; avant la formation des vacuoles, les deux substances étaient intimement mélangées. Ces idées m'ont été suggérées par la formation des vacuoles dans les grains de chlorophylle (dénudés d'amidon) de l'*Allium Cepa*. — D'après Nägeli<sup>2</sup>, on peut exercer sur les cellules de *Spirogyra orthospira* une pression qui, sans les endommager en rien, suffit pour séparer les rubans de chlorophylle de l'utricule protoplasmique ; à la suite de cette expérience, ils se divisent en masses sphériques qui finissent par se transformer en vésicules.

<sup>1</sup> H. v. Mohl, Bot. Zeitung, 1855, p. 97.

<sup>2</sup> Nägeli, l. c., p. 11.

Les jeunes cellules à l'extrémité des racines et des bourgeons de la tige sont d'abord remplies d'une masse protoplasmique solide dans laquelle est enfermé le nucleus ; la cavité cellulaire se forme à peu près comme les vacuoles ; des gouttelettes de sève, d'abord très-petites puis toujours plus grosses, apparaissent dans le protoplasma <sup>1</sup> ; elles finissent par se réunir en une seule, et forment ainsi la cavité cellulaire, tandis que le protoplasma se réduit à un utricule appliqué contre la membrane cellulosique<sup>2</sup>. Des faits analogues et encore plus clairs sont faciles à observer dans les cellules des Hyphomycètes, dans le stipe de beaucoup d'Agarics (après immersion dans l'eau), dans des poils, etc. La formation de ces vacuoles qui jouent un si grand rôle dans la croissance des cellules, doit évidemment s'expliquer de la même façon que dans les grains de chlorophylle <sup>3</sup>. Entre les molécules du protoplasma solide, est répandue une solution d'une substance organique (peut-être est-ce lui-même qui la produit) qui attire le liquide ambiant et le fait pénétrer dans les interstices moléculaires ; le volume de la solution augmente ainsi continuellement et écarte toujours plus les molécules les unes des autres ; finalement la cohésion est vaincue dans les points où elle est le plus faible ; il se forme des fissures qui se remplissent de liquide ; ces gouttelettes, d'abord infiniment petites, s'agrandissent par endosmose et s'arrondissent plus ou moins.

.) L'un des phénomènes les plus remarquables, malheureusement encore inexplicé dont le protoplasma soit le théâtre, est la transformation brusque ou graduelle de son état moléculaire lorsqu'il est soumis à certains réactifs chimiques, à une température trop élevée ou trop basse (surtout si elle varie brusquement), à d'énergiques secousses électriques. De mou et flexible qu'il était auparavant, il devient dur et résistant ; la diffusion n'est plus la même ; certaines substances dissoutes auxquelles il était auparavant impénétrable, non contentes de s'y introduire facilement, s'y accumulent en plus grande abondance que leur dissolvant. Lorsqu'on désigne ce nouvel état sous le nom de coagulation, on ne nous apprend rien d'important, puisque nous ne savons pas même si on peut le comparer à la coagulation de l'albumine dissoute (le protoplasma n'étant pas une solution) ; la comparaison fût-elle même possible, nous ne serions pas beaucoup plus avancés, ne connaissant pas grand'chose de ce qui se passe dans l'albumine qui se coagule. Il me paraît donc mieux de distinguer ces états moléculaires simplement par les noms de protoplasma vivant et de protoplasma mort. — J'ai déjà décrit dans les chapitres II & III les transformations du protoplasma sous l'influence de la chaleur et de l'électricité <sup>4</sup> ; je compléterai ici ces renseignements par quelques données spéciales. C'est Nägeli qui a, le premier, remarqué le fait important que le protoplasma vivant est imperméable aux matières colorantes, tandis qu'il les attire fortement lorsqu'il a été tué <sup>5</sup>. Le protoplasma et le nucleus res-

<sup>1</sup> Ces faits sont faciles à observer sur les racines adventives et sur les jeunes feuilles de Zea Mais.

<sup>2</sup> C'est Mohl qui a décrit le premier ces faits si importants. Bot. Zeitung, 1846, p. 73.

<sup>3</sup> Pour les vacuoles soumises à des variations périodiques, voyez plus bas.

<sup>4</sup> P. 63, 73, 85.

<sup>5</sup> Nägeli, Pflanzenphys. Unters., I, 5 et suiv.

tent parfaitement incolores dans les cellules dont la sève est bleue ou rouge ; cela se voit particulièrement bien dans les poils staminaux de *Tradescantia*. Si l'on plonge dans l'eau à la température ordinaire des morceaux de pétales bleus ou rouges, la matière colorante ne se répand point dans le liquide ambiant ; ce n'est qu'au bout d'un certain temps, lorsque le protoplasma est mort, qu'elle commence à s'échapper des cellules. Lorsque des cellules à sève colorée sont plongées dans une solution de sucre incolore, l'utricule primordial se contracte par exosmose ; le liquide qui se répand entre lui et la membrane cellulosique reste incolore ; cela prouve que l'utricule laisse bien passer l'eau, mais pas la matière colorante de la sève. Ce n'est qu'au bout d'un certain temps, lorsque le protoplasma est mort, que l'espace entre l'utricule et la membrane commence à se colorer. L'effet est beaucoup plus rapide si la solution de sucre renferme un acide nuisible aux tissus cellulaires.

Dès que l'utricule primordial est mort, non content de laisser passer la matière colorante, il l'attire dans son propre tissu où elle s'accumule en plus grande quantité que dans la sève ; les filaments protoplasmiques, le nucleus ont la même propriété. Les membranes cellulosiques se comportent tout autrement : elles restent incolores tout en étant toujours perméables à la matière colorante. Nägeli a prouvé cela directement par une expérience : si l'on plonge dans une solution de sucre colorée avec du suc de fruit, des cellules incolores, l'utricule primordial se contracte ; l'intervalle entre lui et la membrane se remplit aussitôt d'un liquide coloré ; plus tard le protoplasma meurt et se colore lui-même. Les vésicules à parois protoplasmiques, qu'on rencontre souvent dans les cellules, se comportent comme l'utricule primordial ; elles sont remplies d'un liquide coloré et flottent dans la sève qui reste incolore, ou vice-versâ.

Les cellules se comportent tout à fait de même dans une solution de cochenille dans l'acide acétique, ou dans une teinture d'iode faible ; la matière colorante ne les pénètre que lorsque le protoplasma est mort. Des cellules renfermant du tannin se maintiennent souvent assez longtemps, dans une solution d'acétate de fer ; mais dès que l'utricule protoplasmique est mort, le fer réagit sur le tannin.

§ 117. *Les mouvements du protoplasma* peuvent se ramener à trois types principaux entre lesquels il y a des intermédiaires. Les molécules d'une masse protoplasmique changent leurs positions relatives ; ce mouvement est souvent, mais n'est pas nécessairement accompagné d'un changement dans les contours de la masse (mouvement intermoléculaire). D'autres fois les molécules conservent leur position respective, mais tout l'organisme, sans changer de forme, se déplace soit par une rotation autour d'un axe, soit par un mouvement sur une ligne droite ou courbe. Ce sont des mouvements de masse dont les deux espèces peuvent se combiner entre elles, comme cela se voit dans les zoospores des algues et des

champignons, dans les spermatozoïdes<sup>1</sup> des cryptogames, dans les Volvocinées, les Oscillatoriées, les Phormidiées et les Spirilles<sup>2</sup>.

Les mouvements intermoléculaires se rencontrent sans exception dans tous les organismes protoplasmiques, momentanément ou d'une manière continue. Les mouvements très-divers qui rentrent dans ce groupe peuvent se diviser en deux classes (avec des intermédiaires). Dans la première rentrent tous les mouvements dont la direction est déterminée par la position de certains centres dans l'intérieur de la masse; ils tendent donc toujours à grouper les molécules d'après un arrangement régulier, dans la direction radiale ou tangentielle; on retrouve ces mouvements dans la formation de cellules libres, dans la division des cellules et des grains de chlorophylle, dans la transformation du plasmodium en un amas de cellules; dans la formation des gonidies pariétales (Hydrodictyon, Saprolegnia), dans la division du protoplasma pariétal en grains de chlorophylle.

L'autre forme de mouvements intermoléculaires est ordinairement désignée sous le nom de courants du protoplasma; il arrive que leur direction est déterminée par la position d'un centre, mais ce n'est pas toujours le cas; ces courants peuvent charrier dans l'intérieur d'une masse de protoplasma, toutes les molécules dans une certaine direction (rotation) et le mouvement est continu; ou bien le courant est intermittent et suit dans différentes parties de l'organisme différentes directions (circulation).

La même masse de protoplasma peut offrir successivement et à différentes périodes les trois sortes de mouvements que nous avons énumérées; ainsi dans beaucoup d'algues, de champignons, le protoplasma traverse tout un utricule, un spore pour se masser à l'une de ses extrémités (mouvement intermoléculaire, dont la direction n'est pas déterminée par un centre); plus tard il se divise en parties plus ou moins nombreuses (mouvements déterminés par des centres) et celles-ci finissent par s'échapper de l'utricule sous forme de zoospores (mouvements de masse); les zoospores de Myxomycètes se réunissent en plasmodia, dans lesquels se manifestent bientôt des courants de protoplasma et qui plus tard se divisent en cellules nombreuses; ici également les trois sortes de mouvement

<sup>1</sup> Schacht a prouvé que les spermatozoïdes sont comme les zoospores des corps protoplasmiques nus. « Die Spermatozoiden im Pflanzenreich. » Braunschweig, 1864.

<sup>2</sup> Pour ces organismes, voyez plus bas, § 120.



se sont succédé, mais dans un autre ordre. Pendant le développement de plusieurs tissus, les molécules protoplasmiques se groupent autour d'un certain nombre de centres; plus tard, lorsque les cellules sont assez grandes et contiennent une quantité de sève suffisante, elles deviennent le siège de courants (rotation ou circulation). — Ces mouvements jouent un grand rôle dans le développement des cellules isolées ou des plantes pluricellulaires.

§ 118. *Courants de protoplasma.* (Les mouvements des molécules ne dépendent pas de la position d'un ou de plusieurs centres <sup>1</sup>.)  
 α) La présence de ces mouvements suppose nécessairement dans la masse une certaine proportion d'eau; le protoplasma des cellules où règnent des courants paraît toujours moins dense que celui des jeunes cellules où on n'en remarque pas encore; il semble même que la rapidité du courant s'accroît avec la proportion d'eau <sup>2</sup>. Il est donc assez naturel de supposer que, à mesure que l'eau augmente, la cohésion diminuant, les molécules deviennent plus mobiles et offrent moins de résistance aux forces motrices.

β) La direction et l'existence du courant ne semblent avoir aucun rapport avec la présence ou la position du nucleus <sup>3</sup>. Les plasmodia de Myxomycètes, sièges de courants actifs, ne contiennent jamais de nuclei; dans les cellules de Vallisneria, le nucleus est entraîné lentement dans le courant comme les autres corpuscules; dans les poils de Tradescantia et dans beaucoup d'autres cas, il occupe une position pariétale qui ne permet de lui attribuer aucune influence sur la direction du courant; même lorsqu'il se trouve au centre de la cellule (poils de Cucurbitacées, Spirogyra) et lorsqu'il est entouré de protoplasma qui semble se mouvoir autour de lui, d'autres courants secondaires en sont indépendants (fig. 45).

γ) La direction du mouvement peut être la même pour toutes les molécules d'une masse protoplasmique (cellules de Vallisneria, Chara et autres organismes submergés); elle peut aussi varier dans différentes régions de même que la rapidité (plasmodium de Myxomycètes; protoplasma circulant dans les cellules parenchymateuses et les poils). Le protoplasma soumis à un mouvement de rotation

<sup>1</sup> C'est Mohl qui a découvert que les particules qui se meuvent dans la cellule appartiennent au protoplasma et non à la sève; c'est du reste ce même auteur qui a découvert le protoplasma et lui a donné son nom (Bot. Zeitung, 1846, p. 78 et 89).

<sup>2</sup> Cienkowsky dit que les mouvements du protoplasma le plus fluide sont toujours les plus rapides. (Jahrb. für wiss. Bot. III 403.)

<sup>3</sup> Découvert par H. v. Mohl, Bot. Zeitung, 1846, p. 93.

suit tous les contours de la cellule<sup>1</sup> (Chara, Vallisneria; poils radicaux d'Hydrocharis). Le protoplasma circulant, au contraire, forme un ou plusieurs courants principaux dans la direction du grand axe de la cellule (poils de courge); dans les cellules isodiamétriques, les courants sont assez symétriquement distribués (jeune parenchyme de maïs).

δ) Les forces motrices sont indépendantes des membranes; en effet le plasmodium n'en possède pas; dans les cellules parfaites, les courants continuent lors même que le protoplasma échappe au contact de la membrane; par exemple dans les cellules de Chara, de Tradescantia, lorsque le protoplasma ou l'utricule primordial se sont contractés sous l'influence d'une solution de sucre.

ε) Les forces motrices ne sont point liées à la masse de l'organisme protoplasmique, mais existent également bien dans ses plus petites parties; le mouvement peut commencer et se suspendre dans toutes les régions du protoplasma;



Fig. 45. Coupe longitudinale optique de la cellule médiane d'un poil de courge (pris sur le calice d'un jeune bouton). Les contours des membranes ont été simplifiés, les granules protoplasmiques sont trop gros dans le dessin; la masse centrale qui contient des vacuoles enveloppe le nucléus; tous les courants indiqués par les filaments protoplasmiques charrient des grains de chlorophylle pleins d'amidon; en un point sur la gauche, un petit cristal est aussi entraîné dans le mouvement.

<sup>1</sup> Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot., II, 62.

deux parties voisines d'une ~~masse~~ de protoplasma peuvent être l'une en mouvement et l'autre en repos. Un plasmodium peut toujours se diviser et les courants continuent dans chaque partie. Du protoplasma soumis à un mouvement de rotation (utricules de *Nitella* [Nägeli<sup>1</sup>], poils radicaux d'*Hydrocharis* [Hofmeister]) peut, lorsqu'il s'est séparé de la membrane cellulosique par exosmose, se diviser en plusieurs portions dans chacune desquelles les courants continuent.

ζ) Tous les caractères des mouvements du protoplasma montrent clairement qu'ils ne sont pas dus seulement à des forces transmises, mais qu'ils proviennent aussi d'impulsions invisibles, nées de forces inhérentes au corps même du protoplasma ; il y a toujours une grande disproportionnalité entre la force d'impulsion visible et l'effet produit ; souvent même il n'y pas d'impulsion extérieure et les courants commencent et s'arrêtent sans cause visible ; je dis visible, parce que si elles échappent à l'observation, leurs effets les trahissent. On peut appliquer au protoplasma ce que C. Ludwig dit de l'irritabilité des nerfs<sup>2</sup> : « L'excitation à laquelle on les soumet n'agit pas sur une matière inerte ; mais se rencontre avec un certain nombre de forces dont la plupart étaient à l'état de repos. Les effets les plus divers peuvent être ainsi produits. » C'est exactement ce qui se passe dans le protoplasma.

Les observations qui ont été faites sur ce sujet ne nous permettent pas encore de rien dire de positif, soit sur les forces motrices elles-mêmes, soit sur les phénomènes moléculaires dont elles sont la cause. Nous pouvons cependant nous représenter que les molécules du protoplasma sont dans un état d'équilibre instable, c'est-à-dire que la position, la forme, les forces dont chacune est douée sont telles que le plus petit ébranlement qu'elle éprouve, la plus petite force qui agit sur elle se fait sentir en même temps sur ses voisines et occasionne leur déplacement. Une agrégation de molécules douée des qualités que je vais énumérer, me semble devoir offrir les phénomènes de mouvements du protoplasma : 1) chaque molécule a plusieurs diamètres, et est peut-être cristalline ; 2) toutes les molécules s'attirent en raison directe de leur masse et en raison inverse du carré de la distance ; 3) deux circonstances les empêchent de se rapprocher indéfiniment les unes des autres : a) chacune d'entre elles est entourée d'une couche

<sup>1</sup> Beiträge zur wiss. Bot., II, 76.

<sup>2</sup> C. Ludwig, Lehrb. der Physiol. des Menschen, 1858, p. 146.

d'eau d'épaisseur variable; b) indépendamment des attractions de masses, elles sont soumises à des forces particulières dépendant de leur forme; elles sont par exemple douées d'une sorte de polarité comme les molécules d'un aimant, ou comme les molécules péripolaires d'un nerf. La réalisation de ces différentes hypothèses produira un arrangement de molécules dans lequel l'équilibre facilement détruit cherchera constamment à se rétablir. La première de ces hypothèses n'est pas prouvée mais est assez vraisemblable; la seconde peut être regardée comme positive; la troisième dans sa première partie a autant de chance d'être vraie pour le protoplasma que pour les grains d'amidon; quant à l'idée de la polarisation des molécules, elle n'est point nouvelle, puisqu'elle a déjà été appliquée avec succès à l'aimant et aux nerfs. Je suis loin de prétendre énoncer ici une théorie; je désire seulement indiquer la voie par laquelle je crois qu'on pourra une fois arriver à en construire une.

Je me range volontiers à l'idée d'Hofmeister que les courants proviennent de variations de la proportion d'eau, dans différentes régions du protoplasma, mais cette expression est trop générale et demande à être plus spécifiée si l'on veut arriver à comprendre complètement la marche de ces phénomènes. Il importe d'abord de se rendre compte, pourquoi certaines régions du protoplasma contiennent tantôt plus et tantôt moins d'eau qu'elles absorbent dans les régions voisines ou qu'elles leur restituent. Les trois hypothèses que j'ai mentionnées seront déjà ici d'un grand secours, l'arrangement moléculaire qu'elles supposent permettant à l'eau d'imbibition d'augmenter ou de diminuer sous l'influence d'impulsions très-faibles; les molécules s'éloignent ou se rapprochent et les interstices dans lesquels l'eau pénètre deviennent ainsi plus larges ou plus étroits.

On a désigné les forces motrices des courants de protoplasma sous le nom général de « contractilité; » comme nous ne possédons pas de définition satisfaisante de ce terme, cette dénomination ne nous apprend rien du tout. C'est Hofmeister qui a le premier fait remarquer l'insuffisance de cette expression<sup>1</sup>. « Représenter le protoplasma comme une substance contractile ne nous aide point à comprendre les phénomènes dont il est le théâtre. Si l'on entend par là que des contractions à la périphérie du protoplasma poussent son contenu vers les points où la résistance est la moins forte, on est en contradiction directe avec les faits observés. Si

<sup>1</sup> Observations faites sur un plasmodium de *Physarum albiges* et d'*Æthelium septicum*.

l'on remarque bien la place où commence un courant dans un plasmodium, on verra facilement que le mouvement se propage en reculant. Des parties de plus en plus éloignées du point vers lequel se dirige le courant, suivent successivement l'impulsion <sup>1</sup>. » — « On se tromperait tout autant si l'on voulait expliquer la contractilité, par une expansion de certaines parties de la périphérie. » Hofmeister appuie cette dernière thèse sur le fait que les courants sont aussi larges, aussi rapides, changent aussi facilement de direction dans le plasmodium sphéroïdal de *Physarum* chez lequel une partie de la masse reste passive que dans ceux dont les contours extérieurs changent constamment. — Hofmeister repousse également avec beaucoup de raison l'idée d'après laquelle on entendrait par contractilité, des contractions dans les parties élémentaires du protoplasma, qui en se propageant régulièrement deviendraient la cause de changements de forme visibles; s'il en était ainsi, nous ne serions pas plus avancés; le problème, au lieu de s'appliquer en grand aux masses de protoplasma, s'appliquerait en détails à chacune de leurs molécules; il semble d'ailleurs absurde de parler de contractilité dans les molécules et les atomes. On ne gagne pas davantage en invoquant l'identité de ces phénomènes dans le protoplasma végétal et animal, la « contractilité » n'étant pas mieux expliquée chez ces derniers. Nous ne demandons pas qu'on nous dise si la substance dont il s'agit est oui ou non contractile; nous demandons qu'on nous explique ce qu'on entend par cette expression.

Hofmeister<sup>2</sup> admet que la variabilité du pouvoir d'imbibition du protoplasma suffit pour expliquer la présence des courants. Il s'appuie d'un côté sur l'analogie du protoplasma avec les substances dites colloïdes, dont l'attraction moléculaire pour l'eau varie sous l'influence de chocs inappréciables (trouble d'une solution d'acide silicique, coagulation d'une solution de chaux par le refroidissement ou d'albumine par l'échauffement et les réactifs chimiques); il regarde d'un autre côté l'apparition et la disparition des vacuoles contractiles (Volcocinées, Myxomycètes, Apio-cystis, etc.) comme l'expression immédiate d'un changement dans le pouvoir d'imbibition du protoplasma ambiant. « Lorsque le pouvoir d'imbibition du protoplasma diminue, une partie du liquide qu'il contient se sépare sous forme de gouttelettes. Tant que l'imbibition continue à diminuer, ces gouttes grossissent, mais aussitôt qu'elle augmente, le protoplasma les absorbe de nouveau en totalité ou en partie. Ces variations se succèdent suivant des périodes régulières. La diminution du pouvoir d'imbibition est toujours graduelle, mais l'augmentation subite; ainsi les vacuoles s'accroissent lentement et disparaissent tout d'un coup. Lorsqu'il y a plusieurs vacuoles dans une même masse protoplasmique, leurs pulsations se suivent régulièrement » (Cohn). Hofmeister explique comme suit les courants dans le protoplasma: « Il faut supposer que le protoplasma est composé de particules microscopiques différentes et douées d'un pouvoir d'imbibition variable; toutes sont entourées de couches aqueuses; si la diminution et l'augmentation dans le pouvoir d'imbibition alternent

<sup>1</sup> Flora, 1865, p. 8.

<sup>2</sup> Hofmeister, Flora, 1865, p. 10.

régulièrement sur des séries continues de molécules, l'eau chassée des parties qui se trouvent dans la première de ces conditions, sera absorbée par celles qui se trouvent dans la seconde et sera ainsi mise en mouvement. Un arrangement convenable dans les séries de molécules pourra rendre possible la propagation du mouvement dans toute la masse du protoplasma. — Pour les organes protoplasmiques dans lesquels les courants sont variables, il faut supposer des changements dans la direction suivant laquelle l'imbibition augmente et diminue. On explique ainsi facilement toutes les irrégularités des courants et l'on comprend comment, dans le plasmodium des Myxomycètes, certaines régions restent en dehors des courants ; ce sont simplement des parties dans lesquelles le pouvoir d'imbibition ne varie pas. >

Hofmeister ne s'est pas prononcé sur les causes déterminantes des variations du pouvoir d'imbibition dans le protoplasma ; il a seulement esquissé la structure moléculaire qui selon lui les rend possibles. J'ai déjà cherché à en donner une idée dans le § précédent. Je me représente le protoplasma comme étant formé de molécules d'une forme particulière (non sphériques) et impénétrables aux liquides ; elles ont cependant une grande affinité pour l'eau et en attirent autour d'elles des couches relativement épaisses ; l'attraction des molécules les unes pour les autres ne peut donc produire qu'une cohésion assez faible. Sous l'influence de ces deux forces, les molécules seront dans un état d'équilibre instable et très-sensibles à l'effet des moindres impulsions ; le protoplasma aura ainsi beaucoup des propriétés d'un liquide ; ces causes expliquent encore comment des influences diverses arrivent à enlever au protoplasma une partie de son eau et à augmenter la cohésion. On peut aussi penser qu'à cause des attractions qu'elles exercent les unes sur les autres, les molécules chercheront toujours à se placer de telle sorte que leurs petits diamètres se rencontrent ; c'est ainsi que les centres de gravité seront les plus rapprochés. Mais cette tendance ne pourra pas se réaliser à cause des couches d'eau qui enveloppent les molécules<sup>1</sup> ; nous avons de plus admis plus haut que les molécules sont polarisées, c'est-à-dire animées de forces qui tendent toujours à les faire rencontrer par leurs grands diamètres. Ces diverses attractions indépendantes les unes des autres peuvent se combiner de telle façon que les molécules étant en équilibre, une certaine quantité de force reste à l'état passif dans les tissus ; cela étant, le plus petit ébranlement pourra rompre l'équilibre et se communiquera aux molécules voisines, de telle façon que le mouvement se propagera de place en place. Nous pouvons enfin supposer que dans l'état d'équilibre des molécules, une quantité moyenne d'eau pénètre entre elles ; tout changement dans leur position relative élargira ou rétrécira ces interstices et fera varier la quantité d'eau imbibée. Si en un point du protoplasma les interstices s'élargissent, de nouvelles quantités d'eau seront attirées d'entre les molécules voisines et le mouvement se propagera dans des régions toujours plus éloignées du point vers lequel il se dirige. Si au contraire les molécules se rapprochent les unes des autres, de l'eau

<sup>1</sup> D'après ce que nous avons dit dans le § 106, II, les couches aqueuses d'une molécule sont toujours plus épaisses aux extrémités du petit que du grand diamètre.

devra sortir de leurs interstices et l'ébranlement se propagera dans le sens du mouvement. Le mouvement pourra être, suivant l'expression de de Bary, centrifuge ou centripète. Ces ruptures d'équilibre expliquent les courants dans le plasmodium, dans les corps amœboïdes et dans les cellules où le protoplasma circule.

On peut aussi rapporter ces ruptures d'équilibre à des sortes de vibrations des molécules qui se rapprochent et s'éloignent alternativement les unes des autres ; si ces mouvements reviennent régulièrement et que toujours dans une couche transversale les molécules se rapprochent, tandis que dans la couche voisine elles s'éloignent les unes des autres, les courants suivront une rotation uniforme, comme dans les Chara, les Vallisneria, etc.

Quant aux causes qui provoquent l'ébranlement de ce système moléculaire, elles peuvent être de natures très-diverses : le protoplasma est le siège d'actions chimiques constantes ; sous cette influence les molécules peuvent se modifier, leur affinité pour l'eau, leur masse, leur polarité augmenter ou diminuer ; des oscillations dans la température, dans la tension électrique, des secousses du reste inappréciables pourront aussi contribuer à rompre l'équilibre.

On pourrait m'objecter que toutes les causes que je viens d'énumérer ne tendent jamais qu'à produire un courant d'eau, tandis que les molécules de protoplasma suivent sans contredit le mouvement. Ma manière de voir se plie très-facilement à expliquer aussi cela. A mesure que les molécules perdent, par suite d'une rupture d'équilibre, une partie de l'eau qui les enveloppe, leur tendance à en absorber de nouvelle augmentera ; mais celle-ci, entraînée par des forces plus énergiques, s'éloignera toujours ; les molécules finiront donc par la suivre plus ou moins vite. Ainsi toujours les molécules auxquelles de l'eau est enlevée suivent tôt ou tard le courant.

Comme je l'ai déjà indiqué, ces différentes données ne peuvent pas prétendre former une théorie complète ; nous ne possédons pas assez d'observations sur la structure moléculaire et la mécanique des courants.

Il m'est impossible de donner une description complète de toutes les différences que présentent les courants d'une plante à l'autre ; je m'en réfère pour cela aux excellentes observations de de Bary<sup>1</sup> et de Cienkowski<sup>2</sup> sur les Myxomycètes, et aux travaux de Schultze<sup>3</sup> et de Kühne<sup>4</sup>. Je crois cependant devoir citer quelques observations de de Bary, importantes pour la théorie mécanique de ces mouvements. Il distingue chez le plasmodium deux modes de propagation du courant : en désignant sous le nom de centre, le point de départ du mouvement, il trouve des courants centrifuges et d'autres centripètes. Lorsqu'on observe des courants qui partent des rameaux du plasmodium, l'extrémité de ceux-ci rentre petit

<sup>1</sup> De Bary, « Die Mycetozen. » Leipzig, 1864, p. 43.

<sup>2</sup> L. Cienkowski, « Das Plasmodium, » Jahrb. f. wiss. Bot., 1863, III, 401.

<sup>3</sup> Schultze, « Das Protoplasma. » Leipzig, 1863.

<sup>4</sup> Kühne, « Untersuch. über das Protoplasma und die Contractilität. » Leipzig, 1864.

à petit et le courant se ralentit dans la direction centrifuge, ou bien elle s'allonge peu à peu et le courant s'accélère toujours dans la direction centrifuge. — « Lorsqu'un courant énergique pénètre dans les branches du plasmodium, les dilate et leur fait produire à leur tour de nouvelles ramifications, il semble que la masse granuleuse soit violemment poussée contre l'extrémité. Si l'on cherche le siège de la force d'impulsion, en remontant le courant vers son point d'origine, on n'y trouvera jamais des changements de forme provenant d'une contraction suffisante pour le produire; il semble au contraire toujours évident que la rapidité des courants qui pénètrent dans les ramifications augmente à mesure qu'ils se rapprochent de leur but<sup>1</sup>. » De Bary admet deux sortes de forces motrices : l'une est une vis à tergo, une « contraction » de la substance du protoplasma au point d'origine du mouvement et peut-être aussi le long du courant; l'autre est au contraire une force de succion qui s'exerce au point d'arrivée des courants et les attire constamment. Cette dernière est produite par une diminution de la cohésion, une expansion de la substance qui permet à des quantités d'eau plus considérables de pénétrer. De Bary s'appuie sur les observations suivantes : Si l'on coupe un rameau dans lequel le courant se ralentit en approchant de son terme, il s'arrête dans la partie qui en est le plus près; dans l'autre partie au contraire la surface de section se couvre d'une goutte qui s'accroît constamment et qui prouve que le courant est produit par une vis à tergo (contraction au point de départ). Si au contraire le courant s'accélérait en approchant de son extrémité, il n'y a d'écoulement ni d'un côté ni de l'autre. Les courants étaient-ils très-rapides, ils continuaient quelquefois un moment encore. Dans le premier cas ils continuaient des deux côtés, mais dans le second c'était seulement dans la partie vers laquelle ils se dirigent. L'écoulement par une surface de section provient évidemment des mêmes causes qui faisaient cheminer le courant vers l'extrémité du rameau. Si la manière de voir que j'ai exposée plus haut peut aider à expliquer quelques-uns des phénomènes naturels, elle s'adaptera également bien aux conditions créées par l'expérience. Il n'existe aucune contradiction entre les idées d'Hofmeister, celles de de Bary et les miennes; ces dernières tiennent plutôt le milieu entre celles de mes deux collègues. On le verra facilement sur l'expérience suivante de de Bary : « Si, avec la pointe d'une aiguille, on dépose un très-petit morceau de carbonate de potasse sur l'extrémité de la ramification d'un plasmodium entouré d'une faible quantité d'eau, on verra celle-ci se dilater à mesure que le sel se dissoudra dans l'eau; des protubérances se développeront à sa superficie et des courants rapides se porteront de ce côté. Ceux qui se dirigeaient avant l'expérience en sens inverse, brousseront brusquement chemin dès que l'effet du réactif se fera sentir. »

Je dois enfin dire quelques mots des vues de Nägeli sur la circulation dans les tubes des Chara<sup>2</sup>. D'après cet auteur, ce n'est que dans les jeunes cellules que le protoplasma forme une masse continue, courant le long

<sup>1</sup> Je ne connais moi-même pas assez bien ces courants pour me rendre compte jusqu'à quel point ces données sont d'accord avec les idées d'Hofmeister.

<sup>2</sup> Nägeli, « Beiträge zur wiss. Bot. », II, 62.



de la paroi avec une vitesse uniforme. Plus tard il se divise en fragments, en granules qui nagent librement dans un liquide aqueux, et ne se meuvent pas toutes avec la même rapidité. Le mouvement a lieu dans toute la cavité cellulaire à l'exception d'une couche médiane, indifférente. Plus les granules protoplasmiques sont rapprochées de cette dernière, plus elles se meuvent lentement; et, au contraire, plus elles sont rapprochées de la paroi cellulaire, plus elles se meuvent rapidement. Une granule, qui contre la paroi parcourt  $\frac{1}{10}^{\text{mm}}$  en 3 secondes, emploiera à mesure qu'elle se rapproche de la couche indifférente, 5, 7, 10, 15, 22 sec. pour parcourir le même espace. — Suivant Nägeli, la force motrice doit avoir son siège dans la couche pariétale (utricule primordial). Je n'ai pas sous la main les matériaux nécessaires pour répéter ces observations, mais il me paraît probable que le liquide dans lequel, suivant Nägeli, nagent les corpuscules n'est autre chose que du protoplasma très-riche en eau. Quant à la nature même des forces motrices, Nägeli lui-même avoue n'avoir rien à en dire.

§ 119. *Mouvements dans le protoplasma en relation avec un ou plusieurs centres.* Sous ce titre, je fais rentrer tous les phénomènes de formation de cellules libres, de division de cellules, la production du nucleus dans le protoplasma, la formation des grains de chlorophylle par division d'une couche protoplasmique pariétale, et la division des grains de chlorophylle eux-mêmes. Pour aider à la compréhension de ces phénomènes, je crois qu'il est bon de les diviser en deux classes<sup>1</sup>: 1) Les forces qui attirent les molécules vers le centre organique, agissent toutes dans le sens des rayons et les font venir de toutes parts se grouper autour du centre; dans ce cas, les différentes parties dans lesquelles le protoplasma doit se diviser s'organisent simultanément; c'est ce qui arrive lors de la formation du nucleus dont la substance se sépare de la masse du protoplasma, lors de la formation des cellules libres dans lesquelles une partie du protoplasma vient se grouper autour du nucleus, lors de la division de la couche pariétale du protoplasma en gonidies dans les algues ou en grains de chlorophylle. La formation des spores de discomycètes et des lichens, du *Pilobolus* et des myxomycètes dans laquelle le protoplasma se divise en un grand nombre de masses arrondies qui se groupent autour du centre, nous offre des exemples analogues.

2) La séparation des masses protoplasmiques peut être successive. Après la formation des centres, les masses de protoplasma se scindent peu à peu en autant de parties qu'il y a de centres. A ce mode de formation se rapporte la division de la cellule mère d'Al-

<sup>1</sup> Je ne m'occupe point ici de la production des nouvelles parois cellulosiques.

*thæa rosea* en quatre grains de pollen (Mohl<sup>1</sup>), et la division des cellules mères d'*Anthoceros* et de *Pellia epiphylla* en quatre spores. Quelque chose d'analogue se remarque dans la division des cellules des tissus (surtout dans l'épiderme et les couches parenchymateuses rapprochées du bourgeon terminal dans le *Phaseolus multiflorus*, germe); la division des grains de chlorophylle en deux parties s'opère également de la même façon.

Les forces ne sont pas également distribuées autour des centres dans ces deux modes de formation. Dans le premier cas, les molécules paraissent toutes graviter vers un certain point; dans le second cas, c'est l'intercalation de nouvelles molécules et les tensions qui en résultent qui jouent le grand rôle.

Les observations n'ont pas encore été poussées assez loin pour nous donner une image complète des mouvements moléculaires et des forces qui les régissent; les rapports de cohésion qui pourraient nous fournir des éclaircissements précieux sont à peu près inconnus. On a donné trop d'importance au rôle du nucleus; on a voulu trouver en lui la cause première de ces phénomènes auxquels il se borne à prendre part comme faisant partie du protoplasma. Même en laissant de côté les cas assez nombreux où il manque tout à fait (gonidies d'*Achlya*<sup>2</sup> prolifera, scléroties de *Myxomycètes*<sup>3</sup>); la division des grains de chlorophylle et leur production dans le protoplasma pariétal, le nucleus ne se trouve jamais dans la position la mieux appropriée pour être le siège de la force qui agit sur les molécules; il paraît bien plutôt soumis aux mêmes conditions qui règnent dans tout le protoplasma. Il ne faut pas vouloir attacher trop d'importance aux cas dans lesquels le vieux nucleus se dissout et cède la place à trois ou quatre nouveaux qui à leur tour deviennent le centre de masses protoplasmiques. Cette disposition n'est point générale: dans les zoospores des *Myxomycètes*, le nucleus disparaît avant le partage des cellules et les deux nouveaux ne reparaissent que lorsque tout est terminé<sup>4</sup>; la position et les mouvements du nucleus pendant la division des *Spirogyra*<sup>5</sup>, sont également bien loin de le désigner comme le centre des forces qui régissent ces phénomènes.

<sup>1</sup> Mohl, *Die veget. Zelle*, p. 217.

<sup>2</sup> Pringsheim, *Verh. der Leopoldina*, 15. Band, I. Abth., p. 401.

<sup>3</sup> De Bary, « *Mycetozoen*, » p. 99.

<sup>4</sup> De Bary, *l. c.*, tab. I, f. 14.

<sup>5</sup> A. Braun, « *Verjüngung*, » p. 253.

J'insisterai encore sur deux points qui me paraissent importants pour la théorie de ces mouvements du protoplasma : 1) Une des conditions essentielles de l'arrangement des molécules autour d'un centre me semble être une certaine diminution dans la proportion d'eau, à laquelle correspond une cohésion plus forte. Cette diminution s'obtient par dessèchement ou par déplacement de l'eau. Le premier cas se rencontre dans le plasmodium des Myxomycètes qui, lorsqu'il est riche en eau, est le siège de courants ; à mesure qu'il se dessèche, ceux-ci s'arrêtent et la substance se divise en cellules nombreuses (scléroties, sporanges, etc. <sup>1</sup>). Lorsque avant la formation des zygospores, le contenu des cellules de Spirogyra et d'autres Conjuguées se contracte et prend une forme sphérique ou ellipsoïdale, ce changement est nécessairement accompagné d'un déplacement de molécules aqueuses. Le méristème des racines et des bourgeons terminaux est rempli d'un protoplasma qui offre la consistance d'une gélatine épaisse ; évidemment la diminution dans la proportion d'eau qu'il contient, est le moyen par lequel il se sépare du protoplasma qui circule dans les tissus un peu plus âgés. De même le protoplasma jaune qui est destiné à se diviser en grains de chlorophylle, est gélatineux. La présence d'une cavité pleine de sève dans beaucoup de cellules qui se divisent n'a rien de contraire à l'admission de cette règle, puisque cela n'implique point une grande richesse en eau du protoplasma.

2) Le second point auquel j'ai fait allusion se rapporte à une observation d'Hofmeister <sup>2</sup> : Toute cellule dans un bourgeon avant de se diviser s'accroît, ne fût-ce que de très-peu ; d'un autre côté, jamais une cellule ne s'accroît dans une direction quelconque au delà d'une certaine limite, sans qu'une paroi se forme à son intérieur. La position de cette nouvelle paroi est toujours déterminée par la croissance de la cellule : elle est, sans aucune exception, perpendiculaire à la direction de la plus forte croissance ; bien entendu que cela n'implique pas nécessairement perpendiculaire à la direction du plus grand diamètre ; la cellule peut parfaitement s'être accrue davantage dans l'autre sens.

Les mouvements moléculaires que nous venons d'étudier sont probablement aussi accompagnés de transformations chimiques dans la substance ; ils ne se manifestent en effet que lorsque l'oxygène libre pénètre dans les cellules et devient la cause de la production et de l'exhalation

<sup>1</sup> De Bary, « Mycetozen, » p. 102. — Cienkowski, Jahrb. f. wiss. Bot., III, 422.

<sup>2</sup> Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot., III, 272.

d'acide carbonique ; toute croissance (par exemple dans la germination) s'arrête dans une atmosphère privée d'oxygène (voyez Respiration). Dans le second chapitre, j'ai dit quelques mots de l'influence de la chaleur ; pour le rôle de la lumière, voyez au § 13.

§ 120. *Mouvements d'organismes protoplasmiques entiers.* Nous ne connaissons à peu près rien de la théorie mécanique des mouvements soit en ligne droite, soit rotatoires des Volvocinées, des zoospores, des spermatozoïdes, des Oscillatoriées, des Phormidiées et des Spirilles. Ce que nous pouvons dire de plus important à ce sujet, c'est que ni le mouvement rotatoire, ni le mouvement rectiligne, ne sont accompagnés de changements de forme appréciables dans l'organisme ; les Volvocinées, les zoospores, les spermatozoïdes sont munis d'appendices (filiformes, en nombre variable) qu'on est d'accord à regarder comme les organes de mouvement ; ils seraient le siège de forces particulières suffisantes pour pousser en avant tout l'organisme ; au fond cette manière de voir ne repose sur aucune preuve positive, et les Oscillatoriées, les Phormidiées, les Spirilles<sup>1</sup> sont dépourvus de ces petits organes, bien qu'animés de mouvements rectilignes ou rotatoires sans changer de forme ; les Diatomées et les Desmidiées, qui se balancent en avant et en arrière n'en possèdent pas davantage.

La nature des mouvements de ces organismes ne nous donne aucun aperçu sur leur structure moléculaire, et réciproquement le peu que nous connaissons de leur structure moléculaire ne nous apprend absolument rien sur les causes des mouvements.

\*) D'après Nægeli, on peut reconnaître dans les zoospores trois sortes de mouvements<sup>2</sup> : chez beaucoup d'entre eux, les deux extrémités de leur axe (l'antérieure qui est incolore et porte les cils et la postérieure colorée en vert) restent toujours dans la direction du mouvement ; ils nagent toujours raides et sans oscillations ; d'autres forment une ligne spirale plus ou moins courbée, chaque tour de spire résultant d'une torsion autour de leur axe. Dans d'autres enfin l'extrémité antérieure forme une spire, tandis que la postérieure la forme de moindre diamètre ou plus souvent reste droite. Ce n'est que lorsque le mouvement est lent qu'on peut faire ces observations-là.

Les mouvements des spermatozoïdes présentent, suivant Nægeli, tous les mêmes caractères que ceux des zoospores ; cet auteur est convaincu

<sup>1</sup> Quelques Oscillatorides et Phormidiées portent à une extrémité une couronne de cils qui dépendent de l'utricule primordial, et en cela se rapprochent des cils des zoospores ; mais ils ne sont pas vibratiles.

<sup>2</sup> Nægeli, Beiträge zur wiss. Bot., II, 96.

que ceux de ces organismes dont la structure serait parfaitement symétrique, ne s'écarteraient jamais de la ligne droite dans un milieu homogène; toute déviation à la direction rectiligne ou à la simple rotation autour de l'axe provient d'irrégularités de construction ou de frottements inégaux à droite et à gauche. Le sens de la rotation est ordinairement constant pour chaque espèce, genre ou famille. Dans quelques cas, il est cependant impossible de se rendre compte de ce sens, à cause de certaines illusions d'optique encore inexplicées (*Tetraspora lubrica*).

L'extrémité qui porte les cils est ordinairement en avant; elle peut cependant se trouver momentanément en arrière lorsque ces organismes, ayant rencontré un obstacle, s'arrêtent un moment, puis reculent; la torsion a lieu alors en sens inverse (par rapport aux cils vibratiles; mais elle reste toujours la même par rapport à la direction du mouvement). Le mouvement de recul n'est jamais que momentané et fait bientôt place à l'autre.

Les deux mouvements (en avant et autour de l'axe) sont quant à leurs vitesses dans un rapport certain mais indéterminé; tous deux doivent suivant Nägeli provenir de la même cause. Généralement ils s'accélèrent et se ralentissent simultanément; un obstacle subit peut cependant arrêter le mouvement en avant tandis que celui de rotation continue; mais lorsque le champ est parfaitement libre, ils sont dans la règle solidaires. Il y a cependant des cas dans lesquels l'un des deux mouvements restant uniforme, l'autre varie (l. c. p. 101-102). — On remarque encore des différences individuelles (dépendant de l'organisation): Des zoospores qui se trouvent simultanément dans le champ du microscope et qui par conséquent sont soumis aux mêmes conditions extérieures, ne se meuvent pas tous avec la même rapidité; par exemple les zoospores de *Tetraspora lubrica* emploient pour parcourir  $\frac{1}{8}$  de millimètre à 14° C., de 1,2 à 2,4 sec., et pour tourner une fois sur eux-mêmes de 0,3 à 1,8 sec. — La chaleur accélère aussi les mouvements de ces organismes. D'après Unger<sup>1</sup>, les zoospores de *Vaucheria* parcourent une distance de 1 pouce en 63 ou 65 secondes, et d'après Pringsheim, ceux d'*Achlya prolifera* parcourent une distance de 4 pouces en un petit nombre d'heures<sup>2</sup>.

Nägeli ne pense pas que la lumière ait aucune influence sur la rapidité du mouvement, mais seulement sur sa direction. Des zoospores placés dans une assiette se portent toujours vers le bord le plus rapproché de la fenêtre; ils font la même chose lors même que l'assiette n'étant pas pleine d'eau, il y a de ce côté-là une ligne d'ombre. Dans des vases de verre, ils se rapprochent toujours le plus possible de la lumière. Nägeli remplit un tube de verre haut de 3 pieds, d'eau verdie avec des spores de *Tetraspora*; le tube placé perpendiculairement était enveloppé de papier noir, à l'exception de son extrémité inférieure; ainsi le fond seul était éclairé. Au bout de quelques heures tous les zoospores étaient dans cette région; au-dessus l'eau restait incolore. Dans l'expérience inverse, lorsque le sommet du tube seul était éclairé, tous les zoospores se portèrent à la surface de l'eau (Nägeli, l. c. p. 102). D'autres expériences de Nägeli mon-

<sup>1</sup> Unger, *Anat. und Physiol. der Pflanzen*, 1855, p. 409.

<sup>2</sup> Pringsheim, *Verhandl. der Leopoldina*, 15. Band, I. Abth., p. 435.

trent cependant que l'influence de la lumière peut être modifiée par différentes circonstances secondaires.

D'après Cohn<sup>1</sup>, l'exclusion de la lumière rend la direction de l'axe des zoospores tout à fait indéterminée ; c'est également la lumière qui détermine le sens de la rotation autour de l'axe : « Dans l'obscurité, ces organismes tournent sur eux-mêmes aussi bien de droite à gauche, que de gauche à droite et changent même souvent de sens ; à la lumière, au contraire, ils adoptent un certain sens qui, dans les espèces étudiées jusqu'à ce jour, est opposé à la course des aiguilles d'une montre, et le même que celui de la rotation de la terre, lorsqu'on regarde le pôle nord comme étant placé en haut. » D'après le même auteur, ce ne sont que les rayons les plus réfringents qui ont cet effet ; les autres n'en ont pas plus que l'obscurité. — Les anthérozoïdes des Fucacées se dirigent généralement, suivant Thuret, vers la lumière, mais beaucoup font exception et la fuient au contraire\*.

Bien que la chose ne soit pas positivement prouvée, les cils vibratiles sont très-probablement les organes du mouvement ; les anthérozoïdes de *Polysiphonia* et d'autres Floridées qui, d'après Thuret, sont dénuées de cils, sont en même temps privées de mouvements<sup>2</sup>. Pringsheim a vu les cils des zoospores d'*Achlya* bouger encore lorsque la cellule était déjà arrêtée<sup>3</sup> ; cela prouve tout au moins que le mouvement des cils est indépendant et n'est pas provoqué par des déformations de la cellule. — Ayant une fois admis que les cils sont les organes de mouvement, Hofmeister<sup>4</sup> a tenté une explication théorique de ces phénomènes ; il assimile les vibrations des cils aux courants de protoplasma : « Ces mouvements, dit-il, ne sont autre chose que la conséquence de changements rapides dans le pouvoir d'imbibition ; ces changements entraînent des modifications dans le volume, la position et la forme de ces petits organes. »

Il faut encore mentionner le fait que les zoospores et les spermatozoïdes commencent déjà à bouger avant d'être tout à fait libres dans l'eau. Pendant la division des Palmellacées, j'ai vu souvent le mouvement commencer le matin de bonne heure, longtemps avant que la séparation fût complète ; les cellules de seconde génération vibraient déjà fortement bien qu'encore attachées les unes aux autres et après leur séparation complète fourmillaient à l'intérieur de la cellule-mère. Ce mouvement peut bien se comparer à celui des cellules nageant librement dans l'eau ; il est seulement gêné par l'entassement des gonidies, dans l'étroit espace de la cellule-mère. Thuret décrit des mouvements analogues des spermatozoïdes avant leur sortie de leurs membranes ; il s'exprime en ces termes sur ceux des *Chara*<sup>5</sup> : « On voit les anthérozoïdes s'agiter et se replier en tous sens à l'intérieur des articles où ils sont renfermés ; après des ef-

<sup>1</sup> Cohn, Schlesische Gesellschaft f. vaterl. Cultur., in der Sitzung des 19. October 1864.

<sup>2</sup> Thuret, Ann. des Sc. nat., 1851, XVI, 9.

<sup>3</sup> Thuret, l. c., p. 15.

<sup>4</sup> Pringsheim, l. c., p. 436.

<sup>5</sup> Hofmeister, Flora, 1865, p. 11.

\* Thuret, l. c., p. 19.

forts plus ou moins longs, ils s'échappent au dehors par un mouvement brusque, pareil à l'élasticité d'un ressort qui se détend. » Hofmeister a décrit des phénomènes analogues chez les fougères, *Pellia*, *Pilularia* et d'autres plantes <sup>1</sup>.

6) Les mouvements des Oscillatoriées, des Phormidiées, des Spirulinées, des Vibrions et des Spirilles ne proviennent pas, comme on le croyait autrefois, de courbures exécutées dans différentes directions (Nägeli<sup>2</sup>); ces végétaux filamenteux sont au contraire pour la plupart raides; leur forme ne change pas pendant les mouvements qui reposent, comme chez les zoospores et les spermatozoïdes, sur une rotation autour de l'axe accompagnée d'une sorte de balancement en avant et en arrière; ce qui fait croire à une courbure, c'est que ces organismes sont ordinairement eux-mêmes courbés ou spiralés, mais toujours raides. Chez l'*Oscillaria* et le *Phormidium*, les extrémités seules sont enroulées, le milieu restant droit. La spirale fait tout au plus 1 ou 2 tours, ordinairement seulement la moitié d'un. Dans ces conditions-là, il est tout naturel que la rotation produise un mouvement serpentin. On arrive même à comprendre toutes les particularités de l'*Oscillaria* et du *Phormidium* chez lesquels les extrémités du filament parcourent un espace infundibuliforme.

Chez les Oscillatoriées, un balancement rapide peut accompagner une rotation lente et vice-versà. L'O. docens tourne une fois autour de son axe en 6 secondes; l'O. limosa, une fois en 20-60 secondes; l'O. membranulosa une fois en 8-40 sec. (26° C.) Des petits morceaux détachés d'O. limosa parcourent  $\frac{1}{10}$  mill. en 6-9 sec<sup>3</sup>. Ils avancent ordinairement dans un sens pendant 2 ou 3 minutes, accomplissant pendant ce temps de 2 à 6 rotations, puis ils reculent pendant le même temps. — Les filaments de *Phormidium vulgare* se meuvent aussi à l'intérieur de leur gaine, mais plus lentement que lorsqu'ils sont libres. Un fragment long de 160 micromillimètres, large de 5,5 microm. se balançait à l'intérieur de sa gaine; à 26° C. il parcourut 10 micromill. en 30, 50, 90, 120, 190 sec. Nägeli attribue ces différences à des inégalités de frottement. Pendant ce temps la gaine ne bougeait pas. C'est au mouvement de va et vient des fils d'Oscillatoriées qu'est dû, suivant Nägeli, leur aspect rayonné. Un amas de ces organismes laissé dans l'eau, prend bientôt cette position parce que les fils rencontrent moins de résistance à l'extérieur tandis qu'ils s'arrêtent les uns contre des autres à l'intérieur.

7) On trouvera dans l'ouvrage déjà cité de Nägeli, tous les renseignements sur la tendance des filaments d'*Oscillatoria* et de *Phormidium* à se grouper en une masse membraneuse contre les parois d'un vase, dans lequel ils ont été uniformément répandus. Les zoospores de beaucoup d'algues ont les propriétés analogues.

8) Les mouvements qu'exécutent, pour se rapprocher les uns des autres, les contenus devenus plus compacts des cellules de conjuguées avant la conjugation, et les forces qui les poussent à se réunir les uns aux au-

<sup>1</sup> Hofmeister, « Vergleichende Untersuchungen über die höheren Kryptogamen. » Leipzig, 1851, p. 16, 80, 105. — Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot., IV, 9.

<sup>2</sup> Nägeli, Beiträge zur wiss. Bot., II, 88.

<sup>3</sup> Nägeli, l. c., p. 90.

tres sont également inconnus. Il semble, que ces forces-là s'exercent à des distances appréciables. Nous ne connaissons rien non plus de ce qui amène l'accumulation des spermatozoïdes sur l'ovule non fécondé du *Fucus*<sup>1</sup>, ou à l'entrée du macrospore de *Marsilea*<sup>2</sup> où on les trouve souvent par centaines. Ce n'est qu'en désespoir de cause et à défaut de toute autre solution, qu'il faudra se résoudre à admettre l'hypothèse de forces agissant à une distance appréciable.

<sup>1</sup> Thuret, Ann. Sc. nat., 1857, VII, 39, 40.

<sup>2</sup> Hanstein, Jahrb. f. wiss. Bot., IV, 15.



## XIII

## TENSION DES TISSUS

## CHAPITRE TREIZIÈME

**Mouvements qui dérivent de tensions entre les couches érectiles et les couches passives d'un tissu ou d'une membrane.**

## a. Principes généraux.

§ 121. *Distinction dans un tissu ou dans une membrane, des couches érectiles et des couches passives.* C'est Hofmeister qui, dans une série de travaux fort remarquables <sup>1</sup>, nous a appris que, dès l'origine du développement des organes végétaux, on distingue dans leurs tissus ceux qui cherchent à s'étendre dans toutes les directions (couches érectiles) et ceux qui restent passifs et font équilibre à la dilatation des premiers. Si ces tissus se trouvent complètement séparés les uns des autres, les premiers, n'étant plus maintenus par les seconds, se dilatent davantage, et les seconds, n'étant plus sollicités par les premiers, se contractent comme un morceau de caoutchouc qu'on cesse d'étirer.

<sup>1</sup> Comme je devrai citer souvent ses différents mémoires, je les désignerai par abréviation par les chiffres romains suivants: I (« Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile, durch Erschütterung, » in den Berichten der k. sächs. Gesell. der Wiss., 1859); II (« Ueber die durch Schwerkraft bewirkten Richtungen von Pflanzentheilen, » *ibid.*, 1860); III (« Ueber die Mechanik der Reizbewegungen von Pflanzentheilen, » *Flora*, 1862, n° 32 et suiv.).

Les tissus érectiles dans une plante qui se développe sont ordinairement le parenchyme de l'écorce, de la moelle et du mésophylle; les couches passives sont la cuticule de l'épiderme et les faisceaux fibro-vasculaires. Cependant une masse parenchymateuse peut être le siège de tensions entre ses différentes couches; de même aussi des tensions peuvent exister à l'intérieur d'un tissu passif<sup>1</sup>.

Dans les organes unicellulaires, il existe également des tensions entre les couches; les couches cuticulées extérieures cessent bien avant les intérieures de s'accroître par intussusception; elles sont par conséquent distendues par ces dernières jusqu'à leur limite d'élasticité; l'équilibre s'établit alors. Il n'est naturellement guères possible de séparer les unes des autres les différentes couches; mais l'exactitude de ces faits peut être vérifiée au moyen de certains phénomènes faciles à constater. Hofmeister montre, par exemple (II, 180) qu'un lambeau longitudinal enlevé à la paroi d'une cellule pas trop jeune de *Nitella* ou de *Cladostephus* se recourbe avec la concavité tournée à l'extérieur, exactement comme le fait un morceau de tige coupé longitudinalement; ce phénomène est dû dans le premier cas à la dilatation des couches internes de la membrane et dans le second cas à l'expansion de couches parenchymateuses internes. Si l'on pratique sur une cellule de *Nitella*, une incision longitudinale, les bords de celle-ci s'écartent parce que les couches internes de la membrane tendent en se dilatant à diminuer la courbure du cylindre; une incision longitudinale sur des pétioles ou des entrenœuds creux (*Cucurbita*, *Allium Cepa*) donne lieu à des phénomènes analogues; seulement c'est le parenchyme qui joue vis-à-vis de l'épiderme le rôle qu'avaient les couches internes de la membrane vis-à-vis des couches externes cuticulées.

Tous les exemples de contraction dans les organes végétaux, qui ont été remarqués et que les anciens observateurs attribuaient à la « contractilité » peuvent s'expliquer par les rapports entre les couches érectiles et les couches passives. Il suffit en effet pour produire ce résultat que la dilatation des premières diminue, ou que l'élasticité des autres augmente.

L'allongement d'un organe dans une certaine direction peut être accompagné d'un relâchement ou d'une augmentation dans les tensions de ses couches; le premier cas se présentera si l'accroissement de l'organe est dû à une augmentation dans la dilatabilité ou

<sup>1</sup> Voy. des exemples, III, § 126.

à un allongement des couches passives ; le second cas, s'il provient d'un redoublement d'activité dans les propriétés des couches érectiles.

Dans les organes à peu près cylindriques destinés à acquérir une grande longueur (entre-nœuds, pétioles), le parenchyme s'accroît d'abord beaucoup plus rapidement que les couches passives et la tension augmente jusqu'à ce qu'elle ait atteint un certain maximum. Bientôt, à mesure que l'organe vieillit, la différence entre la rapidité de croissance des deux ordres de couches diminue, et la tension s'affaiblit. Il est facile de s'assurer de ce fait en examinant successivement tous les entre-nœuds d'une tige qui s'allonge encore à partir du bourgeon ; il est même possible de faire ces observations sur un entre-nœud isolé ; dans la partie la plus rapprochée du sommet, il n'y aura pas encore de tension, dans la région moyenne la tension atteindra son maximum et dans le bas elle sera déjà beaucoup plus faible ; le point de plus forte tension se transporte par conséquent le long de l'entre-nœud de bas en haut.

Dans certains cas cependant, la tension, lorsqu'elle a acquis un certain degré, ne varie plus ; les organes se trouvent par conséquent beaucoup plus soumis à l'influence des causes accidentelles qui peuvent les mettre en mouvement ; tel est le cas à un moindre degré à la base de beaucoup d'entre-nœuds et à un degré beaucoup plus fort dans les nœuds des graminées et dans les coussinets des feuilles à mouvements périodiques.

La courbure d'un organe à droite et à gauche peut être accompagnée d'une augmentation ou d'une diminution dans la tension générale. Elle diminuera si la courbure, convexe à gauche par exemple, est occasionnée par l'affaiblissement de l'élasticité dans les couches passives de gauche, par leur allongement, ou par diminution dans l'expansion des couches érectiles de droite ; la courbure étant la même, la tension augmentera si l'élasticité des couches passives de droite ou la dilatabilité des couches érectiles de gauche augmente.

Par conséquent, lorsque l'on cherche à découvrir la cause d'une courbure particulière dans un organe siège de certaines tensions, il faudra d'abord examiner si la tension générale augmente ou diminue. C'est en opérant de cette façon que Brücke est arrivé à des résultats si instructifs en étudiant les mouvements des feuilles de *Mimosa*.

Lorsque, comme c'est le cas pour la plupart des entre-nœuds, la

tension des couches ne persiste que peu de temps, ce n'est que pendant peu de temps aussi que pourront s'exécuter les courbures qui en résultent; elles pourront facilement devenir permanentes, si pendant qu'elles s'exécutent, les tensions s'annulent par suite de la croissance (relèvement des rameaux, courbures héliotropes, enroulement des vrilles, des tiges volubiles autour de leur support). Quand la tension des couches restera stationnaire, les causes qui produisent les courbures agissant constamment et tantôt dans un sens tantôt dans un autre, celles-ci ne pourront être permanentes (mouvements périodiques, organes sensitifs).

Au lieu des courbures dans un plan que nous avons jusqu'à présent tacitement admises, les tensions peuvent devenir la cause de torsions dans certains organes, par exemple cylindriques. Tel est le cas lorsque les variations dans l'élasticité ou dans l'érectilité des couches ne cheminent pas parallèlement à l'axe de l'organe, mais suivent une sorte de spirale autour de lui (torsion des cellules de Nitella; enroulements des entrenœuds étiolés et volubiles, lorsqu'ils ne rencontrent pas d'appui; mouvements de certaines feuilles).

Le fait que les bords d'une incision longitudinale pratiquée sur une tige qui croît, s'écartent l'un de l'autre, en se recourbant (la concavité tournée en dehors), ne pouvait pas échapper à l'attention des observateurs; plusieurs l'ont en effet remarqué et l'ont attribué à une rupture d'équilibre entre les couches externes et internes; mais personne avant Hofmeister n'avait eu l'idée d'étudier ces phénomènes à fond<sup>1</sup>.

La tension des tissus ressort d'une manière encore plus évidente, lorsqu'au lieu de s'attacher simplement aux courbures d'organes coupés, on cherche à séparer entièrement les unes des autres les différentes couches, et qu'on mesure leurs longueurs respectives. Hofmeister a par exemple trouvé les résultats suivants (I, 194) :

*Vitis vinifera.*

Différents rameaux.	Longueur du morceau intact.	Longueur de l'écorce isolée.	Longueur du bois isolé.	Longueur de la moelle isolée.
I. . . . .	94 . . . . .	91,5 . . . . .	89,3 . . . . .	97,404
II. . . . .	112,49 . . . . .	111 . . . . .	110 . . . . .	116,15
III. . . . .	100,10 . . . . .	98 . . . . .	95 . . . . .	104
IV. . . . .	114,16 . . . . .	113,5 . . . . .	112 . . . . .	119

Dans ces observations, le bois se raccourcit plus que l'écorce; il était plus étiré par la moelle que celle-ci; dans les mesures suivantes que j'ai

<sup>1</sup> Johnson (Ann. des Sc. nat., II, série IV, 321). — Schleiden (Grundzüge, 2 Aufl. Band 2, p. 543). — Ratschinsky (Ann. Sc. nat., IX, série IV, 164).

faites sur la *Nicotiana*, on verra qu'au contraire c'est l'écorce qui est le plus fortement étirée.

Les deux séries d'observations que je vais citer ont été faites sur des individus robustes de *Nicotiana Tabacum*, dont les inflorescences commençaient à se montrer; la tige haute de 2 pieds n'avait pas plus de la moitié de sa longueur définitive; les entre-nœuds supérieurs commençaient à s'allonger, les moyens étaient au moment de la plus forte croissance et les inférieurs étaient déjà raides et ligneux. Je coupais 2 à 4 entre-nœuds d'une tige bien droite (cette condition est essentielle), m'appliquant à ce que la surface de section fût aussi plane que possible. Au moyen de 2 points, j'indiquais ensuite sur une feuille de papier, la longueur du morceau entier d'abord, puis celle d'un lambeau d'écorce, de bois, et enfin de la portion axile de la moelle isolée au moyen de quatre sections longitudinales. Les entre-nœuds sont comptés en descendant depuis le rameau inférieur de l'inflorescence la plus jeune.

Numéros des entre-nœuds.	Longueur absolue en millimètres.	La longueur du tout = 100.	Différence proport. (%) de longueur entre l'écorce et la moelle.	
I — IV.	le tout . . . . .	68 . . . . .	100	} . . . . . 8,8
	écorce . . . . .	64 . . . . .	94,1	
	bois . . . . .	67 . . . . .	98,5	
	moelle . . . . .	70 . . . . .	102,9	
V — VII.	le tout . . . . .	98 . . . . .	100	} . . . . . 6,6
	écorce . . . . .	95 . . . . .	96,9	
	bois . . . . .	97 . . . . .	98,9	
	moelle . . . . .	101,5 . . . . .	103,5	
VIII — IX.	le tout . . . . .	102 . . . . .	100	} . . . . . 4,4
	écorce . . . . .	98,5 . . . . .	96,56	
	bois . . . . .	100,5 . . . . .	98,5	
	moelle . . . . .	104 . . . . .	100,96	
X — XI.	le tout . . . . .	103 . . . . .	100	} . . . . . 5,8
	écorce . . . . .	99,5 . . . . .	96,6	
	bois . . . . .	102,5 . . . . .	99,5	
	moelle . . . . .	105,5 . . . . .	102,4	

Les chiffres des deux premières colonnes montrent clairement que la longueur des couches (non distendues) va en augmentant de la superficie au centre, de telle façon que le bois est plus long que l'écorce et la moelle plus longue que le bois; dans le rameau intact la tension va donc en augmentant de l'extérieur à l'intérieur; l'observation montre, de plus, que dans l'intérieur de chaque couche il y a une tension du même ordre; les lambeaux d'écorce isolés, les morceaux de bois encore délicats, se courbaient fortement la concavité tournée en dehors; on peut même faire la même remarque sur la moelle, ou en détachant soigneusement le bois (sans le couper). — La troisième colonne indiquant les différences de longueur entre l'écorce et la moelle montre que la tension générale diminue

d'abord à mesure que le rameau s'allonge, puis manifeste une légère recrudescence. Ces variations dans l'énergie de la tension dépendant de l'âge de l'entre-nœud, ressortent encore mieux des observations suivantes, dans lesquelles les premiers entre-nœuds étaient encore plus jeunes : la tension générale augmenta d'abord, puis diminua, puis augmenta de nouveau ; j'ai laissé ici le bois de côté. Les mesures ont été faites d'après la méthode indiquée ci-dessus :

*Nicotiana tabacum.*

Numéros des entre-nœuds.	Longueur absolue en millimètres	La longueur du tout = 100.	Différence proport. (%) de longueur entre l'écorce et la moelle.
I — II.	le tout . . . . .	85 . . . . . 100	} . . . . . 4,5
	écorce . . . . .	83,2 . . . . . 97,8	
	moelle . . . . .	87 . . . . . 102,3	
III — IV.	le tout . . . . .	129,5 . . . . . 100	} . . . . . 5,4
	écorce . . . . .	128 . . . . . 98,8	
	moelle . . . . .	135 . . . . . 104,2	
V — VII.	le tout . . . . .	156,5 . . . . . 100	} . . . . . 3,8
	écorce . . . . .	155,0 . . . . . 99	
	moelle . . . . .	161 . . . . . 102,8	
VIII — IX.	le tout . . . . .	110 . . . . . 100	} . . . . . 4,5
	écorce . . . . .	108 . . . . . 98,2	
	moelle . . . . .	113 . . . . . 102,7	

Ces mêmes variations sont très-faciles à observer sur le *Sambucus nigra* ; je n'ai pris que les morceaux dont la moelle était encore succulente et ai procédé comme pour la *Nicotiana*.

*Sambucus nigra.*

Numéros des entre-nœuds t.	Longueur absolue en millimètres.	La longueur du tout = 100.	Différence proport. (%) de longueur entre l'écorce et la moelle.
I.	le tout . . . . .	38 . . . . . 100	} . . . . . 6,6
	écorce . . . . .	37 . . . . . 97,4	
	bois . . . . .	37 . . . . . 97,4	
	moelle . . . . .	39,5 . . . . . 104,0	
II.	le tout . . . . .	72 . . . . . 100	} . . . . . 7,5
	écorce . . . . .	70,5 . . . . . 98	
	bois . . . . .	70 . . . . . 97,2	
	moelle . . . . .	76 . . . . . 105,5	
III.	le tout . . . . .	67,5 . . . . . 100	} . . . . . 3,0
	écorce . . . . .	66,5 . . . . . 98,5	
	bois . . . . .	67,5 . . . . . 100	
	moelle . . . . .	68,5 . . . . . 101,5	

<sup>t</sup> Ici et dans la table suivante, j'ai commencé par le plus jeune entre-nœud possible.

La tension très-faible entre le bois et l'écorce, est d'autant plus forte entre l'écorce et le bois réunis et la moelle. — Des rapports analogues existent dans l'observation suivante, dans laquelle le bois et l'écorce ont été mesurés ensemble.

*Sambucus nigra.*

Numéros des entre-nœuds.	Longueur absolue en millimètres.	Le tout = 100.	Différence %
I.	le tout . . . . .	50,6 . . . . .	100
	écorce et bois . .	50,3 . . . . .	99,4
	moelle . . . . .	52,5 . . . . .	103,7
			} . . . . . 4,3
II.	le tout . . . . .	77,5 . . . . .	100
	écorce et bois . .	76,3 . . . . .	98,4
	moelle . . . . .	81,5 . . . . .	105,16
			} . . . . . 6,76
III.	le tout . . . . .	73,5 . . . . .	100
	écorce et bois . .	73,5 . . . . .	100
	moelle . . . . .	74,0 . . . . .	100,9
			} . . . . . 0,9

*Sambucus nigra.*

(Dans cette table, je ne compare que l'écorce et un cylindre axile de moelle).

Numéros des entre-nœuds.	Longueur absolue en millimètres.	Le tout = 100.	Différence %
I.	le tout . . . . .	38,5 . . . . .	100
	écorce . . . . .	38,0 . . . . .	98,7
	moelle . . . . .	41,0 . . . . .	106,5
			} . . . . . 7,8
II.	le tout . . . . .	69,0 . . . . .	100
	écorce . . . . .	68 . . . . .	98,5
	moelle . . . . .	76 . . . . .	110,1
			} . . . . . 11,6
III.	le tout . . . . .	84 . . . . .	100
	écorce . . . . .	83,5 . . . . .	99,4
	moelle . . . . .	86 . . . . .	102,3
			} . . . . . 2,9

Sur deux pétioles de *Begonia* dont la croissance était à peu près achevée, j'ai observé les rapports suivants, en estimant à 100 leur longueur totale.

	Longueur totale.	Longueur de l'épiderme	du parenchyme avec les faisceaux fibro-vasculaires	du parenchyme seul.
I. . . . .	100 . . . . .	98,6 . . . . .	?	105,08
II. . . . .	100 . . . . .	97,56 . . . . .	101,8 . . . . .	105,1

*Pétioles de Rheum undulatum.*

Longueur	Jeune pétiole.	Pétiole plus âgé.
du tout. . . . .	303,5 mill.	312 mill.
de l'épiderme . . . . .	290 >	300,5 >
du parenchyme avec faisceaux fibro-vascul. 308 >		317,0 >
du cylindre axile (parenchyme et faisceaux). 311 >		322 >
d'un faisceau fibro-vasculaire isolé. . . . .		311 >

Ces différents chiffres suffisent amplement pour montrer que l'écorce (épiderme) et le bois sont toujours trop courts pour la moelle qu'ils renferment. Il n'est pas tout à fait aussi facile de s'assurer directement que la périphérie du bois et de l'écorce est trop étroite pour celle de la moelle; des mesures exactes font encore défaut. Cette conclusion découle cependant du fait que les lèvres d'une incision longitudinale partageant l'épiderme, l'écorce, le bois et la moelle s'écartent toujours notablement, surtout sur les tiges creuses (*Cucurbita* et *Allium*) et les pétioles creux (*Cucurbita*).

Les tensions longitudinales ou périphériques entre les couches sont faciles à constater sur de petits fragments, lorsqu'on place l'une à côté de l'autre sur le porte-objet, une section longitudinale axile et une section transversale, qu'on les recouvre d'une goutte d'eau et qu'on les entaille de différentes manières avec un couteau bien aiguisé. C'est ainsi que furent faites les préparations représentées dans les figures suivantes :

Fig. 46. *A* Coupe longitudinale d'un axe hypocotylé de germe de *Sinapis arvensis*; *r* écorce, *g* faisceau fibreux; *B* l'écorce *r* séparée des deux côtés par des sections longitudinales, s'est recourbée en dehors.



Fig. 46.

Fig. 47. Pétiole de *Begonia* (sp.) *A* Coupe transversale; *g* faisceaux fibro-vasculaires; *B* la même section partagée en deux suivant le diamètre; l'augmentation de volume (accompagnée d'absorption d'eau) dilate plus fortement les couches externes que les internes<sup>1</sup>; *C* coupe longitudinale; *g* faisceau fibro-vasculaire; *D* la même coupée en deux; c'est dans la partie moyenne le long de l'axe que la dilatation est la plus forte.

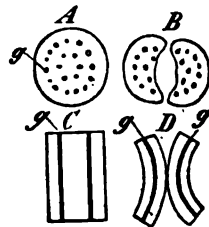


Fig. 47.

Fig. 48. Axe hypocotylé du germe de *Phaseolus multiflorus*; sur la section transversale *B* coupée en deux, la dilatation la plus forte est dans les couches périphériques; dans la coupe longitudinale *D* au contraire, l'augmentation de volume la plus forte est dans la moelle *m*, l'écorce *r* isolée reste droite.

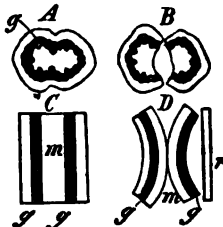


Fig. 48.

<sup>1</sup> Ce point a besoin d'être un peu plus exactement contrôlé.



Fig. 49. Organe de mouvement du pétiole de *Phaseolus multiflorus*; *A* section longitudinale; *g* couche fibreuse, *ss* tissu érectile; *B*, *s* (à droite) tissu érectile isolé s'est courbé en dedans; *s* (à gauche) tissu érectile

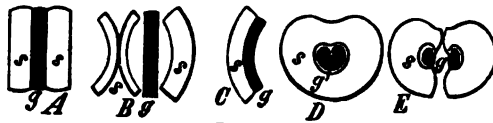


Fig. 49.

coupé longitudinalement, la moitié interne se courbe en dedans la moitié externe en dehors; c'est donc sur une couche moyenne du tissu érectile que l'augmentation de volume est la plus forte; à partir de ce point, elle diminue à mesure qu'on se rapproche de l'axe; la couche fibreuse est le siège de tensions analogues; si on la coupe longitudinalement, les deux moitiés se courbent vers l'intérieur'. — *C*, l'un des côtés du tissu érectile avec la masse fibreuse; celle-ci est courbée dès que la seconde moitié du tissu érectile ne fait plus équilibre. — *D* Section transversale du même organe; *s* tissu érectile, *g* faisceaux fibreux; *E* la même coupée diamétralement; le tissu érectile se dilate dans la région périphérique, surtout dans la région moyenne entre le faisceau axile et la périphérie. — Le tissu érectile est donc, dans la direction longitudinale (axile) ou tangentielle, trop grand pour le faisceau axile et pour l'épiderme, qui sont étirés par lui et l'arrêtent dans son augmentation de volume.

§ 122. On n'aura une idée complète de l'état des tissus érectiles et passifs unis les uns aux autres, que lorsqu'on pourra comparer avec leur raccourcissement ou allongement, les modifications qu'éprouvent leurs autres dimensions, au moment où les couches étant séparées les unes des autres, toute tension cesse. Pour le moment nous ne savons pas si, lorsque la moelle isolée s'allonge, elle devient en même temps plus épaisse, plus mince, ou si son diamètre ne change pas; la même chose peut se dire de l'épiderme. Les modifications qu'éprouvent les différents tissus lorsqu'on les sépare les uns des autres, peuvent provenir de changements de volume, de forme ou des deux sortes combinées, dans les cellules; c'est le dernier cas qui est le plus probable. On ne peut pas, des modifications qu'éprouve une bande de caoutchouc étirée ou contractée, conclure à celles que présentent les tissus; la structure moléculaire de ces deux corps est trop différente.

Cependant, deux points nous paraissent assez bien prouvés pour que nous puissions les affirmer positivement: 1) L'allongement du tissu érectile, le raccourcissement des couches passives au moment

<sup>1</sup> Sachs, Bot. Zeitung, 1857, p. 800, tab. XII, fig. 11.

où cesse la tension, ne sont ni l'un ni l'autre accompagnés de changements de poids appréciables, c'est-à-dire qu'il n'y a pas déplacement d'eau; 2) les changements de dimensions proviennent, pour la plus grande partie, des membranes et non du contenu des cellules.

L'évidence du premier de ces points ressort clairement de l'expérience fondamentale décrite au paragraphe précédent; un pétiole de *Rheum* ou un entre-nœud de *Nicotiana*, sont dépouillés à l'air de leur épiderme, du bois et de l'écorce; les couches enlevées qui se raccourcissent immédiatement n'ont pas occasion de perdre des quantités d'eau appréciables; le parenchyme a encore bien moins de facilité pour absorber de l'eau pendant qu'il s'allonge. Ces observations se trouvent en opposition directe avec la thèse de Dutrochet, qui rattache tout changement dans la tension des tissus au déplacement de certaines quantités d'eau.

Le second point a été prouvé par Hofmeister, lorsqu'il a montré qu'un morceau de tissu consistant uniquement en cellules coupées ou déchirées (dans lequel, par conséquent, il n'y a plus de tension possible entre le contenu des cellules et les membranes), possède encore les propriétés fondamentales; les membranes du tissu érectile cherchent à s'allonger, celles des couches passives à se contracter.

« L'erreur dans laquelle est tombé Dutrochet, dit Hofmeister<sup>1</sup> (en affirmant que la dilatabilité d'un tissu provient uniquement de la tension entre la sève et la membrane) est facile à démontrer; si l'on enlève soigneusement sur les tissus érectiles, des sections d'une épaisseur moindre que le diamètre moyen des cellules, on y observera tous les mêmes phénomènes de courbure que sur des coupes plus épaisses, et comme la très-grande majorité des cellules ont été rencontrées par la lame du couteau, il ne sera pas question de tension entre la sève et les membranes.

J'ai pu faire ces observations très-exactement, sur des coussinets de *Mimosa pudica*, d'*Oxalis tetraphylla*, de *Phaseolus vulgaris*. Les sections étaient des lambeaux longs de 30 cellules et larges de 10 de parenchyme érectile, bordé d'un côté par de l'épiderme. C'est de ce côté qu'était tournée la concavité de la courbure, surtout marquée dans l'eau. Ces préparations sont très-difficiles à faire sur des organes sensitifs. Les parois des cellules de la moelle de la vigne, par exemple, sont si délicates que ce n'est que très-rarement qu'on arrive à faire des sections suffisamment minces. J'ai cependant pu voir sur cette plante et encore mieux sur la *Lactuca sativa* qu'une section prise sur la moelle et bordée d'un côté par quelques cellules ligneuses faisait fléchir celles-ci. » Dans un de ses tra-

<sup>1</sup> Hofmeister, I, 194-195.

vaux postérieurs, Hofmeister revient encore sur ces observations et en cite d'autres du même genre<sup>1</sup>. « On peut facilement se convaincre de la présence de tensions dans les membranes elles-mêmes, considérées indépendamment du contenu des cellules, en arrachant soigneusement l'épiderme de feuilles monocotylédones un peu charnues (*Allium*, *Narcissus*, *Hyacinthus*). Vers le bord des lambeaux d'épiderme, on rencontre des places souvent assez étendues dans lesquelles la membrane externe des cellules a seule été arrachée. Ces portions, lorsqu'on parvient à les isoler, se courbent fortement, la concavité tournée en dehors ; dans l'eau, elles s'enroulent même, et se redressent dans une solution de sucre concentrée ; les effets sont exactement les mêmes, en plus faible que sur l'épiderme entier. » — J'ai fait des préparations de ce genre, remarquablement instructives avec des feuilles d'*Hoya carnosa* ; il est très-facile sur cette plante, d'enlever des lambeaux d'épiderme formés seulement de la membrane externe ; plongés dans l'eau, ils se courbent fortement, la concavité tournée en dehors ; le *Rheum undulatum* est aussi favorable à ce genre de recherches. J'ai trouvé dans plusieurs cas les courbures de ces lambeaux plus fortes que celles de l'épiderme entier.

Ces différents faits ne contribueraient à nous donner des notions satisfaisantes sur l'état intérieur de ces tissus, que si nous connaissions bien les changements de volume d'une membrane isolée, sous l'influence d'une traction ou d'une pression, ses changements de forme et le rôle réel de l'imbibition. — Tout changement de volume résultant de l'imbibition de la membrane est dans l'expérience fondamentale (où l'apport et la sortie de l'eau sont également évités) difficile à apprécier, parce que tout ce que la membrane absorbe ou repousse est enlevé ou rendu à la sève ; un changement de volume de toute la cellule ne sera possible que si l'eau imbibée  $v$  ne changeait pas les dimensions de la membrane de  $v$  mais de  $v \pm d$ .

#### b. Théorie mécanique des mouvements qui reposent sur la tension des tissus.

§ 123. *Du relâchement des couches passives distendues, sous l'influence d'un ébranlement et des courbures qui en résultent.* Les phénomènes dont je vais m'occuper ont été découverts par Hofmeister ; il les a décrits et expliqués dans un mémoire fort remarquable<sup>2</sup>. Des entre-nœuds qui s'accroissent encore et dans lesquels les tissus sont soumis à une certaine tension, se courbent dans différentes directions, lorsqu'on les secoue plus ou moins énergiquement ; un rameau qui était d'abord parfaitement droit, finit souvent par se courber de 30-60° et même de 90-120°. Des pétioles allongés (*Ampelopsis*,

<sup>1</sup> Hofmeister, II, 180.

<sup>2</sup> Hofmeister, « Ueber die Beugung saftreicher Pflanzentheile nach Erschütterung » (Sitzungsber. der k. sächs. Gesell. der Wiss., 1859). Ce qui va suivre n'est pas tant un extrait exact, qu'un exposé de la façon dont je m'explique la manière de voir d'Hofmeister.

*Helianthus*, *Iva*, *Vitis*, *Robinia*) se comportent de la même façon ; chez eux c'est ordinairement le bord inférieur qui devient concave.

Comme la tension des tissus persiste ordinairement chez eux plus longtemps que dans la tige, il n'est pas rare d'en trouver qui sont encore sensibles, bien qu'ils dépendent d'entre-nœuds devenus complètement rigides. Le limbe des feuilles dans lequel la tension des tissus persiste également longtemps, se courbe aussi sous l'influence d'un ébranlement énergique. Dans la *Vitis vinifera*, l'*Helianthus annuus*, l'*Iva xantifolia*, le *Menispermum canadense*, le bord du limbe s'élève à droite et à gauche au-dessus du pétiole (*Vitis* 15-20°, *Iva* 10-15°). L'extrémité du limbe fléchit au contraire chez l'*Helianthus* et l'*Iva* de 20 à 30° ; chez cette dernière plante, le mésophylle devient convexe entre les nervures principales. Ces expériences ne réussissent sur les feuilles que si elles sont pleinement turgescentes et si le temps est chaud et humide.

Suivant Hofmeister, les tiraillements qu'occasionnent les secousses augmentent la dilatabilité des couches passives ; cela permet au parenchyme érectile de s'allonger un peu ; cet effet étant ordinairement plus marqué d'un côté que de l'autre, la courbure se trouve ainsi expliquée. La tension générale des tissus diminue ; les entre-nœuds deviennent à la fois plus longs et plus épais.

Les modifications qu'occasionne un ébranlement sont manifestement différentes de celles qui résultent de la dessiccation ; en effet lorsqu'un organe se fane, il se ramollit parce que le parenchyme n'est plus turgescent ; il perd une partie de sa force et l'élasticité des couches passives prenant le dessus, celles-ci se contractent ; un entre-nœud qui se fane, se raccourcit et se rétrécit. Lors même qu'à la suite d'un ébranlement, les tissus d'un organe se relâchent, la tension est loin de cesser entièrement ; elle est encore suffisante pour maintenir contre l'influence de la pesanteur, le sommet de l'organe. Celui-ci se relève en effet ordinairement si l'on renverse le rameau pour le secouer. Il se relève encore si le rameau a été longtemps horizontal ou oblique (parce que sous l'influence de la pesanteur, les tissus de la face inférieure sont devenus plus facilement dilatables). Ces différents faits tendent tous à prouver l'exactitude de notre théorie. On comprendra aussi pourquoi des courbures semblables se manifestent si l'on étire fortement un rameau.

Dans les organes d'une croissance rapide et soumis à des tensions considérables, celle des couches passives est toujours très-rapprochée de leur limite d'élasticité ; elle ne peut pas augmenter sans la dépasser ; dès que cela est arrivé, un nouvel équilibre moléculaire, une nouvelle élasticité s'établissent. Les expériences suivantes d'Hofmeister rendent cette manière de voir fort vraisemblable ; il courbait un rameau plusieurs fois dans

la même direction ou l'y maintenait pendant un certain temps; l'organe finit par ne plus se redresser et quelquefois par se courber de lui-même davantage. Une autre fois, il plaça des rameaux près d'un pendule de façon qu'à chaque oscillation le pendule frappait leur sommet; tous se courbèrent en tournant leur convexité du côté du pendule qui bientôt ne put plus les atteindre. Ces expériences aident aussi à comprendre pourquoi lorsqu'on saisit un rameau à sa base et qu'on l'agite violemment, il finit par se courber. Les secousses qu'il éprouve étirent les couches passives jusqu'au delà de leur limite d'élasticité; le parenchyme peut alors s'allonger un peu; si d'un côté les couches passives se trouvaient être plus faibles ou les érectiles plus fortes, ce côté-là deviendrait convexe<sup>1</sup>.

Toutes les observations d'Hofmeister sur ce sujet sont parfaitement concluantes. C'est de la manière suivante qu'il constata d'abord l'affaiblissement de la tension dans les tissus. Il coupait des rameaux parfaitement droits, les débarrassait de leurs feuilles, puis les plaçant horizontalement, mesurait l'arc produit par l'influence du poids du sommet: c'est celui qui est désigné par *a* dans la tablelle suivante. Le rameau ayant ensuite été secoué était replacé horizontalement, le côté concave en haut et l'arc mesuré (*b*); enfin il était retourné, la partie convexe étant cette fois tournée en haut et ce troisième arc déterminé: *c-b* était toujours plus grand que *b-a*.

		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
Vitis vinifera	I.	8°	15°	29°
	II.	8°	23°	41°
	III.	15°	28°	59°
	IV.	14°	26°	75°
	V.	25°	31°	39°
Clematis glauca	I.	0°	16°	36°
	II.	0°	15°	35°

Malgré le relâchement ainsi constaté, il y a encore une certaine tension dans les tissus: la force motrice qui relève le sommet du rameau agit dans le parenchyme qui s'allonge dès que l'épiderme et le bois ont perdu de leur élasticité; c'est ce que prouvent les expériences suivantes: Des rameaux de *Vitis vinifera* et de *Clematis glauca* sont solidement fixés par la base; au sommet qui est dirigé perpendiculairement en bas, des poids sont attachés; on secoue le rameau et on mesure l'espace parcouru par le poids sous l'influence de sa courbure.

		Poids.	Hauteur à laquelle le poids a été soulevé.		
Vitis vinifera	I.	2 gramm.	4,7 mill.	} secoués 20 fois.	
	II.	2 >	3 >		
	III.	2 >	3 >		
	IV.	2 >	8,5 >		
	V.	2 >	3 >		
Clematis glauca	I.	1 >	7,5 >	} secoués 10 fois.	
	II.	1 >	14 >		

<sup>1</sup> Hofmeister a aussi décrit les courbures résultant de chocs électriques.

La raideur (provenant de la tension des tissus) des rameaux de *Vitis vinifera* courbés a été prouvée de la manière suivante : A l'extrémité inférieure de la partie courbée est attachée une cupule dans laquelle on ajoute des poids jusqu'à ce qu'elle soit redressée. Dans trois cas, il fallut pour obtenir ce résultat : 80,9-46,9-66,9 grammes. La charge enlevée, la courbure se manifeste de nouveau mais un peu plus faible qu'auparavant.

L'allongement des rameaux qui se courbent a été constaté par Hofmeister de la manière suivante. Le rameau est débarrassé de ses feuilles, et trois points sont marqués avec de la couleur dans la partie qui paraît devoir le mieux se courber ; il est ensuite placé sur une feuille de papier et ses contours sont exactement dessinés ainsi que la position des trois points. Lorsqu'il a été secoué, on le dessine de nouveau ; la longueur et le degré de courbure sont calculés directement d'après la corde et le sinus-verse de l'arc. Il y eut toujours allongement de tous les côtés même de celui qui est concave ; je citerai les résultats suivants d'Hofmeister :

		Avant l'ébranlement.		Après l'ébranlement.	
		Courbure.	Longueur.	Courbure.	Longueur.
<i>Vitis vinifera</i>	I.	0°	53,5 mill.	35°41'	54,75 mill.
	II.	0°	85,2 >	26°6'	86,117 >
<i>Solanum tuberosum.</i>		0°	78,5 >	37°52'	79,44 >
<i>Clematis glauca</i>	I.	0°	78 >	30°20'	79,44 >
	II.	0°	88,1 >	37°48'	90,65 >

L'allongement du côté devenu convexe est mesuré micrométriquement.

En même temps qu'ils s'allongent les rameaux s'épaississent. Le diamètre aux points marqués était avant et après l'expérience :

		Avant.	Après.
		<i>Vitis vinifera</i>	I.
	II.	3,0427 >	3,0432 >
<i>Clematis glauca</i>	I.	1,0417 >	1,4423 >
	II.	1,1672 >	1,8111 >

Lorsqu'un rameau courbé se redresse, il ne se raccourcit, suivant Hofmeister d'aucun côté mais s'allonge sensiblement (p. 190). Lorsqu'on enlève l'écorce d'un côté d'un rameau de *Vitis vinifera*, ce n'est pas seulement celui-là qui s'allonge en devenant convexe, mais aussi celui qui devient concave.

Dans ces expériences (ébranlement, traction) toutes les parois des cellules, tous les vaisseaux sont étirés ; dès que la force cesse d'agir, les couches passives cherchent à regagner leurs dimensions primitives ; mais la moelle s'est allongée et elles ne le peuvent pas ; le rameau reste donc plus long ; pour peu que les résistances ne soient pas les mêmes de tous côtés, il y aura en même temps courbure. Deux causes tendront cependant toujours à redresser les rameaux courbés : les efforts des couches passives pour regagner leurs dimensions primitives et la traction puis-

sante qu'exerce la moelle du côté concave sur le bois et l'écorce, beaucoup plus forte que du côté convexe.

Je crois en avoir dit assez pour aider à l'intelligence de ces phénomènes ; pour plus de détails je renvoie au mémoire d'Hofmeister.

§ 124. *Courbures résultant du relâchement du tissu érectile.* Ces phénomènes n'ont été étudiés avec soin que sur les organes de mouvement des feuilles de *Mimosa pudica*, et les recherches ne sont même bien complètes que pour les pétioles principaux ; ce n'est donc qu'occasionnellement que dans ce qui va suivre je parlerai des pétiolules et des folioles :

Lorsque avec un couteau bien tranchant, on sépare de la tige, la base du coussinet sensitif d'un pétiole, il sort des faisceaux fibro-vasculaires une grosse goutte d'un liquide, transparent ; elle se renouvelle plusieurs fois lorsqu'on l'enlève à mesure. Si l'on sépare le tissu érectile d'un coussinet en quatre lanières, de façon que les faisceaux fibro-vasculaires restent isolés au milieu, et si pour empêcher la déperdition de liquide on plonge le tout dans l'eau, les quatre lanières de tissu érectile s'allongent de  $\frac{1}{3}$  à  $\frac{1}{4}$  et dépassent le faisceau axile. Dans l'organe intact, il devait donc y avoir une très-forte tension entre le cylindre creux de tissu érectile et les faisceaux fibro-vasculaires qui le remplissent. On peut aussi remarquer sur la même préparation, que les quatre lanières, formées chacune de l'épiderme <sup>1</sup> et du tissu érectile ne se recourbent pas du tout en dehors mais au contraire un peu en dedans. La résistance de l'épiderme est donc excessivement faible et c'est près de la périphérie que se rencontre le maximum d'activité du tissu érectile. Dans l'intérieur de ces coussinets, la tension existe donc exclusivement entre le parenchyme et le faisceau central ; on le voit clairement lorsqu'après avoir enlevé les deux lanières latérales de tissu érectile, on coupe longitudinalement en deux la portion restante du coussinet ; on obtient ainsi deux parties, composées chacune à l'extérieur d'épiderme, au centre de tissu érectile et à l'intérieur de faisceaux fibro-vasculaires ; elles se recourbent nettement en dedans surtout si on les plonge dans l'eau. Dans l'organe intact, la tension est donc telle que la moitié supérieure du tissu érectile tend à tourner la concavité du faisceau central en bas et la moitié inférieure en haut ; tant que l'équilibre n'est pas détruit, rien ne se manifeste et les for-

<sup>1</sup> L'épiderme est formé de très-petites cellules dont les parois sont à peine plus épaisses que celles du parenchyme.

ces n'agissent pas ; mais aussitôt qu'il l'est, l'organe se courbera <sup>1</sup>. Lorsque, dans l'expérience précédente, le faisceau axile a été coupé bien exactement dans son centre, le lambeau supérieur se recourbe beaucoup plus que l'inférieur qui reste parfois complètement droit ; dans l'eau cette différence disparaît et les deux lanières se recourbent en demi-cercle. Ainsi le tissu érectile de la moitié inférieure du coussinet perd plus facilement son eau, que celui de la moitié supérieure ; mais il peut facilement absorber assez d'eau pour regagner sa turgescence <sup>2</sup>.

Un ébranlement faible appliqué à la face supérieure de l'organe intact reste sans effet ; appliqué à la face inférieure, il fait courber tout le pétiole en bas ; celle-ci n'a donc plus la force de faire équilibre à la face supérieure. Cela peut provenir d'une augmentation de la tension dans la moitié supérieure, ou d'une diminution dans la moitié inférieure. Brücke a montré que c'est la dernière hypothèse qui est la vraie ; la tension générale de l'organe diminue ; c'est surtout le côté inférieur qui se détend ; cela ne peut provenir que du déplacement d'une partie de l'eau qui y est contenue. Au bout de 5 à 10 min. le pétiole laissé à lui-même se relève, le coussinet en absorbant de l'eau se raffermi. Ainsi la moitié inférieure est formée d'un tissu qui peut absorber assez de liquide pour faire équilibre à la moitié supérieure et même pour la relever ; mais il suffit d'un ébranlement très-faible pour lui faire perdre une partie de son eau et la ramollir. Il n'y a de différence entre les deux moitiés que dans la force avec laquelle elles retiennent une partie de l'eau qu'elles ont absorbée.

Si l'on cherche à comprendre où va l'eau qui sort du corps érectile lorsqu'on l'irrite et qu'il se détend, on se trouve en face de deux hypothèses ; l'eau chassée de la moitié inférieure du tissu érectile passe dans la moitié supérieure, ou bien sortant entièrement de l'organe, elle se répand dans les parties voisines. La première de ces hypothèses est évidemment fausse ; la seconde paraît assez vraisemblable. Si l'eau qui sort du corps érectile inférieur passait dans le supérieur, celui-ci gagnerait exactement ce que l'autre perd, et la tension générale ne changerait pas ; tel n'est point le cas ; nous l'avons vu, l'organe irrité se détend en même temps qu'il s'abaisse ; la

<sup>1</sup> Lindsay a déjà montré en 1790 que lorsqu'on enlève la moitié supérieure du coussinet, le pétiole se relève ; si c'est la moitié inférieure, il s'abaisse.

<sup>2</sup> Les cellules de la moitié supérieure ont les parois beaucoup plus épaisses que celles de la moitié inférieure.



tension générale diminue. Ce résultat ne peut être atteint que si l'eau chassée du tissu érectile inférieur sort entièrement de l'organe et passe dans la tige ou le pétiole.

Je ne nie pas absolument, comme le fait Hofmeister <sup>1</sup>, l'hypothèse de Brücke <sup>2</sup> d'après laquelle l'eau qui sortirait du tissu érectile inférieur passerait dans les espaces intercellulaires; cette explication me paraît cependant insuffisante. Les descriptions anatomiques de Brücke sont parfaitement exactes; les couches cellulaires qui enveloppent immédiatement le faisceau fibreux axile, offrent des espaces intercellulaires évidemment remplis d'air: dans les couches érectiles proprement dites, on aperçoit souvent entre les cellules arrondies, de petits interstices triangulaires qui, dans les préparations fraîches, contiennent toujours un liquide aqueux et jamais de l'air; on pourrait bien admettre avec Brücke que par le fait même de la manipulation, ces espaces se remplissent d'eau, mais la chose n'est pas aussi simple que cela; en effet l'air qui dans l'état normal serait contenu dans ces interstices, n'en pourrait pas sortir, car ceux-ci ne communiquent pas entre eux et sont complètement fermés par les cellules qui les environnent. Il faudrait donc supposer que tout en contenant déjà de l'eau dans l'organe intact, ils peuvent en recevoir encore davantage, lorsque celui-ci se ramollit. Mais puisqu'ils n'offrent pas d'issue, l'arrivée de l'eau qui sort des cellules ne diminuerait point la tension des tissus. Il existe une observation déjà ancienne, mais à laquelle on n'a pas à mon avis attaché une importance suffisante qui peut aider, je crois, à sortir de ces difficultés.

Si l'on introduit un couteau bien aiguisé dans une tige de *Mimosa*, en l'ébranlant le moins possible, rien ne se manifesterait tant que la lame sera dans l'écorce; mais dès qu'à la résistance plus grande, on sentira qu'on a atteint le corps ligneux, on verra s'écouler une goutte d'un liquide transparent, et le pétiole de la feuille la plus voisine s'abaisser aussitôt. Dans les plantes qui souffrent de manque d'eau et chez lesquelles la sensibilité est fort affaiblie, il ne sortira point de liquide et aucun mouvement ne se produira. Si la plante est très-sensible (température de 25 à 30°, sol humide) l'ébranlement se communiquera peu à peu aux feuilles voisines, avec des intervalles de 10 à 20 secondes. En combinant ces faits <sup>3</sup> avec

<sup>1</sup> Hofmeister, III, 502.

<sup>2</sup> Brücke, Archiv f. Anat. und Physiol. von Joh. Müller, 1848, p. 435.

<sup>3</sup> Dutrochet et Meyen avaient déjà reconnu par des expériences directes que l'irritation se transmet par le bois.

ceux que j'ai déjà énumérés, j'en suis venu à me faire l'image suivante de ce qui se passe dans les Mimosa.

Ces plantes ne sont très-sensitives que lorsque leur corps ligneux contient une quantité considérable d'eau; toutes les circonstances qui les dessèchent (température basse, sécheresse du sol) diminuent la sensibilité jusqu'à l'annuler complètement. Les cellules à parois minces du corps érectile inférieur, attirent par endosmose <sup>1</sup> assez d'eau pour devenir complètement turgescentes. Cette eau provient du faisceau fibreux central, qui lui-même la tire du corps ligneux dans lequel elle est soumise à une certaine pression (comme le prouve la goutte qui sort par une blessure). Ainsi d'un côté la pression qui règne dans l'intérieur des cellules turgescentes tend à chasser l'eau à travers leurs parois (comme dans les racines, voy. § 58, p. 225); d'un autre côté la pression qui règne dans le corps ligneux, tend à la faire pénétrer dans les parois du tissu érectile; sollicitée par deux forces, elle restera immobile tant que celles-ci se feront équilibre; si la pression augmente dans le corps ligneux, le tissu érectile se remplira toujours plus; si elle diminue, le tissu érectile se videra au contraire peu à peu, l'eau s'écoulant dans le corps ligneux. Si maintenant, en coupant la tige, on y diminue brusquement la tension, l'eau s'écoulera de ce côté-là; la pression qui règne dans les cellules turgescentes pourra se satisfaire et l'eau chassée à travers les parois, s'écoulera vers le faisceau fibreux central et de là vers la tige. Le volume de la moitié inférieure du coussinet diminue, sa tension s'affaiblit; le corps érectile supérieur conserve toute son influence et l'organe s'affaisse <sup>2</sup>.

Quelque chose d'analogue pourra se passer lorsque l'eau sera soumise dans le corps ligneux à une pression nulle ou très-faible; les cellules du tissu érectile inférieur se rempliront également par endosmose et deviendront turgescentes; il se développera en elles une pression qui cherchera à chasser l'eau à travers la membrane. L'équilibre s'établira donc entre cette force et la force de résistance de la membrane; il sera instable et tout ébranlement donnera la prédominance à la première de ces forces. L'eau passant à travers

<sup>1</sup> Le contenu de ces cellules est granuleux; il y a beaucoup de protoplasma, des grains d'amidon recouverts de chlorophylle et certains corps sphériques peu réfringents qui remplissent jusqu'à  $\frac{1}{5}$  ou  $\frac{1}{3}$  de la cellule et disparaissent par immersion dans l'alcool.

<sup>2</sup> La différence de sensibilité entre les deux moitiés du coussinet reste toujours peu claire, on ne peut guère l'attribuer qu'à l'épaisseur des parois du tissu érectile supérieur.

la membrane se dirigera du côté du corps ligneux. On comprend que la section de la tige ne produit aucun effet sur une plante qui se trouve dans cet état-là; il faut un ébranlement direct du tissu érectile; le mouvement ne se propagera pas ou sera en tous cas limité à un très-petit nombre de feuilles. Il me semble que toutes ces idées concordent parfaitement avec les faits observés.

L'irritabilité d'une articulation isolée dépend de la quantité d'eau qu'elle contient, il suffit qu'elle soit turgescente et qu'il n'y ait pas de pression dans le corps ligneux; la propagation d'une irritation locale, d'une feuille à l'autre, dépend par contre de la pression qui règne dans le bois. — Dans le premier cas, toute irritation fera passer de l'eau du tissu érectile dans le bois, sous l'influence de la tension entre la sève et les parois. Le corps ligneux l'emmagasinerà, sans qu'il en résulte aucune perturbation dans le reste de la plante. Mais si le corps ligneux est déjà plein, une irritation locale mettra l'eau en mouvement sur une étendue souvent considérable et l'ébranlement pourra se transmettre à des feuilles éloignées. On comprend facilement cela en coupant une partie de la foliole terminale d'une feuille; l'eau est mise en mouvement dans les cellules ligneuses des nervures, une partie s'en échappe et la diminution de tension se transmet jusqu'à l'articulation la plus proche; celle-ci s'abaisse, la perturbation en est augmentée, l'ébranlement se transmet aux folioles voisines qui s'abaissent aussi et arrive bientôt à la base du pétiole secondaire; il chemine le long du pétiole principal et se fait sentir à son articulation; il remonte aussi les autres pétioles secondaires et agit sur toutes leurs folioles. Si la plante est en très-bon état et que le bois soit bien rempli d'eau, la perturbation se transmettra aussi par la tige aux feuilles voisines qui s'abaisseront en commençant par l'articulation principale et finissant par les folioles terminales. — De même que la section d'une foliole, un échauffement un peu énergique (au moyen d'une lentille<sup>1</sup>) suffit pour causer un ébranlement qui se communique à toutes les feuilles; le mouvement commence en 2 ou 3 secondes; et il est achevé au bout de 1 ou 2 minutes. Si la plante souffre du manque d'eau, l'effet est nul ou tout à fait localisé. L'échauffement produit évidemment un mouvement moléculaire violent dans l'eau, qui se transmet d'autant plus loin que la tension est plus forte dans le bois.

Le degré d'irritabilité des *Mimosa* est donc à peu près propor-

<sup>1</sup> Du Fay, Acad. des sciences. Paris, 1736.

tionnel à la quantité d'eau qu'ils contiennent; elle augmentera lorsque le sol étant chaud et humide, il entre beaucoup d'eau dans la tige <sup>1</sup>. Lors même que le sol est peu chaud, l'irritabilité peut être grande lorsque, l'air étant très-humide, la transpiration est faible; c'est pourquoi les *Mimosa* conservent souvent leur irritabilité dans des couches fermées lors même qu'elles ne sont pas bien chaudes; la même chose arrive par un temps humide et une température de 16 à 20°; à températures égales, si l'air est sec, les plantes sont à peine sensibles et en tous cas, l'ébranlement ne se propage jamais; on peut aussi enlever à un *Mimosa* toute sensibilité, en desséchant le sol à une température de 20 à 25°, de telle façon que la plante puisse tout juste pourvoir à sa transpiration mais ne soit pas turgescente.

Les chocs électriques agissent tout à fait comme les ébranlements mécaniques.

L'endosmose dans les cellules dépend de leur composition chimique; elle peut donc être modifiée par différents réactifs; l'absorption de principes nuisibles, le séjour dans des gaz irrespirables peuvent rendre les articulations raides et enlever l'irritabilité momentanément ou définitivement <sup>2</sup>. Mais nous ne pouvons rien dire de spécial à ce sujet aussi longtemps que nous ne saurons pas distinguer si l'insensibilité est due à un relâchement ou à une augmentation de la tension <sup>3</sup>.

La description que je viens de donner de ce qui se passe dans l'intérieur d'une plante sensitive, n'est pas parfaitement d'accord avec la manière de voir d'Hofmeister, bien qu'elle s'en rapproche plus que de toute autre. Cet auteur se rattache à l'idée (*Flora* 1862, p. 503) que pendant l'exécution des mouvements de l'articulation, le tissu érectile supérieur absorbe de nouvelles quantités d'eau <sup>4</sup> tandis que l'inférieur en perd; plus tard, et après une certaine période de repos, l'équilibre se rétablit entre

<sup>1</sup> La chaleur agit aussi directement, mais d'une manière inconnue, sur la turgescence des tissus, voy. p. 59.

<sup>2</sup> V. J. Sachs, « Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane, » *Flora*, 1863, p. 503; le chapitre de la « Respiration. » — Göppert, *Flora*, 1828, p. 481.

<sup>3</sup> On peut dire la même chose des plantes qui « s'accoutument » à un ébranlement continu. J'ai laissé de côté ce point peu connu. Je n'ai pu vérifier les données de Desfontaines et de Göppert (*Bot. Zeitung*, 1862, p. 110).

<sup>4</sup> L'absorption d'eau dans les tissus de la partie supérieure de l'articulation n'est point prouvée; elle me paraît même invraisemblable, puisque la tension générale diminue et que d'ailleurs un simple changement de forme (allongement et rétrécissement) des cellules de la partie supérieure suffit pour expliquer le changement de volume.

eux<sup>1</sup>. Plus loin, le même auteur cherche à faire ressortir l'analogie de ces propriétés des membranes organiques, avec celles des colloïdes telles que Graham les a déterminées (Flora 1862, p. 503).

Brücke a encore fait quelques observations valables sur la différence de la tension des tissus avant et après l'ébranlement; il mesure l'angle que fait le pétiole avec la tige lorsque la plante est droite et lorsqu'elle est renversée; la différence est l'expression de la raideur (tension des tissus) de l'articulation; cette différence est beaucoup plus grande après qu'avant l'ébranlement; le coussinet devient donc plus flasque. En même temps le tissu érectile supérieur en devenant convexe doit s'allonger un peu, ce qu'il exécute très-facilement dès que l'équilibre est rompu entre lui et le tissu érectile inférieur.

Brücke a étudié les changements de forme des moitiés supérieure et inférieure du coussinet lorsque l'articulation fléchit. Pour cela il coupait dans le milieu du coussinet une plaque rectangulaire longue de 0,079 pcs.

Il la partageait ensuite en deux suivant le faisceau central; d'un côté se trouvait le tissu érectile supérieur et de l'autre l'inférieur; les deux parties se courbèrent en dedans :

Longueur de l'arc convexe de la partie supérieure	=	0,096 pcs.
>          concave          >	=	0,077 >
>          concave          >          inférieure	=	0,078 >
>          convexe          >	=	0,086 >

La moitié inférieure est encore légèrement irritable après l'opération; la moitié supérieure ne l'est plus du tout. — Comme la plupart des autres organes sensitifs, l'articulation des pétioles de *Mimosa* est couverte de poils plus longs à la face supérieure.

D'après Dutrochet (Mém. I, p. 550), lorsqu'on brûle la foliole terminale d'une feuille, l'ébranlement se propage le long des pétioles à raison de 8-15 mill. par seconde et le long de la tige à raison de 2-3 mill. par seconde. La température tant qu'elle reste dans les limites de 10-25° R. n'a, d'après le même auteur, pas d'influence marquée; au-dessous de 10° R. l'irritation n'est que locale; d'après mes observations elle cesse déjà à 15° C. si la plante a été exposée à cette température pendant un certain temps. D'après Dutrochet, la propagation est aussi rapide en remontant qu'en descendant.

---

Des nombreux organes sensibles à l'influence d'un ébranlement, les filaments des Cynarées ont été les mieux étudiées. Pour tout ce qui tient à la description de ces phénomènes, je renvoie aux travaux cités en note<sup>2</sup>;

<sup>1</sup> Si l'eau ne faisait que changer de place dans l'organe, la tension ne serait pas modifiée; pour qu'elle puisse varier, il faut nécessairement qu'une partie de l'eau sorte de l'organe.

<sup>2</sup> Cohn, « Contractile Gewebe im Pflanzenreich, » Breslau, 1861, et « Ueber die contractilen Staubfäden der Disteln, » dans la Zeitschrift für wiss. Zoologie, vol. XII,

seulement des recherches approfondies de Cohn et d'Unger, ce qui a plus spécialement trait à la théorie. Les observations se rapportent surtout à quelques espèces du genre *Centaurea* (*macrocephala*, *Scabiosa* et *jacea*). Si au moment de la maturité du pollen, on enlève la corolle, les 5 filaments paraissent droits et parallèles au style; abandonnés à eux-mêmes, ils ne tardent pas à s'allonger et à se recourber, la convexité tournée en dehors et cela d'autant plus vite que la température est plus élevée. Le moindre contact, le moindre ébranlement les raccourcit; ils se redressent instantanément et au bout de 6 à 15 minutes, ils se courbent de nouveau. Si l'on enlève les anthères qui les maintenaient réunis, ils se courbent, la concavité tournée en dehors, puis en dedans (Unger, l. c. p. 113). Lorsqu'on les touche, ils se rejettent en arrière, se courbent, se redressent pour se recourber dans le sens opposé, s'enroulent les uns autour des autres, etc. (Cohn). Des courants électriques faibles produisent le même effet; les courants trop forts les tuent instantanément<sup>1</sup>. Ils se contractent lorsqu'on les tue par immersion dans l'alcool, la glycérine ou l'eau. Lorsqu'ils meurent d'eux-mêmes, ils se contractent également jusqu'à un minimum de longueur (Cohn).

Le raccourcissement des filaments de *Centaurea macrocephala*, a été estimé par Cohn à 12 % de la longueur et par Unger, dont les observations me paraissent plus exactes à 26 %<sup>2</sup>. Ce dernier a trouvé aussi qu'ils ne s'élargissent pas, mais s'épaississent (dans la direction de l'axe floral) de 18 %. Il en conclut qu'au raccourcissement du filament n'est lié aucun changement de volume mais seulement un changement de forme; il n'est donc plus nécessaire d'admettre qu'une certaine quantité d'eau sortant du tissu érectile se répand dans les parties environnantes. Cette manière de voir deviendrait encore plus vraisemblable, si l'on savait exactement quel effet produit l'ébranlement sur la tension intérieure dans les filaments.

Le raccourcissement commence à l'instant même où l'on touche le filament; mais il n'atteint pas immédiatement son maximum, il s'en approche assez lentement pour qu'on puisse suivre le mouvement à l'œil; dès qu'il y est arrivé, il commence à s'allonger de nouveau, d'abord rapidement puis toujours plus lentement. Indépendamment de toute irritation, les filaments se raccourcissent lentement mais constamment, à mesure qu'ils vieillissent (le mouvement continue même lorsque le filament a déjà perdu toute sensibilité); ce raccourcissement peut atteindre jusqu'à 45 % de la longueur primitive. Cohn ne pense pas qu'on puisse le comparer avec les changements de proportion d'un organe qui se fane, parce qu'il y a toujours dans les filaments une certaine tension; mais cet argument n'est pas sans réplique; lorsque l'irritabilité repose sur la tension qui existe entre les tissus érectiles et passifs, si l'érectilité disparaît (par

cah. 3. — Unger, « Ueber die Structur einiger reizbarer Pflanzentheile, » Bot. Zeitung, 1862, n° 15. — Kabsch, « Anatomische und Physiol. Unters. über die reizbarkeit der Geschlechtsorgane, » Bot. Zeitung, 1861, p. 25. — Dan. Müller, Bot. Zeitung, 1853, p. 790.

<sup>1</sup> Voyez au § 28.

<sup>2</sup> D'après Cohn la valeur du raccourcissement dépend de l'âge du filament, de la température, etc.

exemple par évaporation) la tension générale diminue sans doute, mais ne disparaît pas entièrement. Le point important à examiner est seulement l'état de la tension générale dans les filaments jeunes et dans ceux qui se sont raccourcis. Si (comme l'admettent Cohn et Unger), l'irritabilité des filaments provient de la tension de leurs tissus, on peut bien supposer que dans les vieux filaments qui se sont raccourcis, la tension générale a diminué. Toute cette partie des travaux de Cohn est peu claire; il dit à la fin de son second mémoire que le raccourcissement provient de l'élasticité de la cuticule qui est fort épaisse et qui n'est jamais ridée par aucun pli.

Tous les faits mis en avant par Cohn, concourent à prouver qu'il y a une tension entre les couches cuticulaires de l'épiderme et le parenchyme érectile des filaments; dès lors ces phénomènes rentrent dans la loi générale qu'a émise Hofmeister, pour tous les cas d'irritabilité: « Sous l'influence d'une irritation quelconque, l'expansion du parenchyme cesse brusquement; au bout d'un certain temps, elle revient peu à peu et regagne ses dimensions primitives » (Flora 1862, p. 501). Seulement ici le phénomène n'est pas lié à un déplacement d'eau, mais probablement à un simple changement de forme des cellules qui deviennent à la fois plus courtes et plus épaisses. Pour que ce fait soit complètement prouvé, il faudra de nouvelles recherches beaucoup plus approfondies.

D'après Cohn, les cellules du tissu érectile sont, dans l'état normal, striées longitudinalement, et lorsque le filament est raccourci, ridées transversalement. Je ne puis dire encore en quoi ces faits se lient aux changements de forme des cellules et à la théorie de ces mouvements en général.

« Les recherches entreprises sur les autres plantes sensibles, les feuilles de *Dionæa*, d'*Oxalis*, de *Robinia*, les étamines de *Berberis*, de *Cactus* etc., n'ont rien ajouté de nouveau à ce qui était connu par le fait des *Mimosa*. » Ces paroles de Mohl (Veget. Zelle, p. 306) s'appliquent également bien aux étamines de *Centaurea*. « Partout, continue-t-il, on trouve comme organe moteur un tissu cellulaire parenchymateux qui ne se distingue en rien du parenchyme ordinaire; le contenu des cellules se compose des substances les plus diverses (amidon, chlorophylle, etc.); il faut donc attribuer l'irritabilité à une propriété particulière de ces tissus cellulaires, qui dans des circonstances favorables se modifie facilement. Chez les *Mimosa*, le côté de l'organe du mouvement qui devient concave est seul sensitif; le côté opposé est tout à fait insensible; quelque chose d'analogue se retrouve dans les feuilles de *Dionæa*, les étamines de *Berberis* et dans les vrilles. »

Une simple description des différents phénomènes de mouvements, sans aucune référence aux conditions mécaniques qui les rendent possibles, ne rentrerait pas dans le champ de la physiologie. Je me bornerai donc à indiquer les ouvrages contenant des détails sur ce sujet. H. v. Mohl, « Ueber die Reizbarkeit der Blätter von *Robinia* (Vern. Schriften botan. Inhalts, Tübingen, 1845); Morren: 1) Recherches sur le mouvement et l'anatomie du *Stylidium graminifolium* (Mém. de l'acad. roy. des Sc. de Bruxelles, 1838); 2) Rech. sur le mouvement et l'anat. du style de *Goldfussia anisophylla* (ibid. 1839); 3) Notes sur l'excitabilité et les mouvements des feuilles chez les *Oxalis* (Bulletin de l'Acad. VI, N° 7, et Ann. Sc. nat. 1840

XIV); 4) Rech. sur le mouvem. et l'anat. des étamines du *Sparmannia africana* (Nouv. Mém. de l'Ac. roy. des Sc. de Bruxelles, XIV, 1841); 5) Observations sur l'anatomie et la physiologie du *Cereus* (Bulletin de l'Acad. V, VI); 6) Rech. sur le mouv. et l'anat. du labellum du *Megaclinium falcatum* (N. Mém. de l'Acad. de Bruxelles, XV, 1842 et Ann. Sc. nat. 1843, p. 91); F. A. W. Miquel, Unters. über die Reizbarkeit der Blätter von *Mimosa pudica*; C. B. Presl, Ueber die Reizbarkeit der Staubfadenröhre bei einigen Arten des Schneckenklees (ces deux derniers ouvrages me sont inconnus; Unger les cite Anat. und Phys. d. Pflanzen, 1855, p. 418); v. Schlechtendal, Ueber die Reizbarkeit der Droseraceen, in Bot. Zeitg. 1851, p. 531; Nitschke, Caspary Bot. Zeitg. 1861; Kabsch, Anat. und physiol. Unters. über einige Bewegungerschein. im Pflanzenreich, 1861, p. 345; Cohn, Ueber die Bewegungen der Blätter unserer einheimischen Oxalisarten (Verh. der schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 1859, p. 57).

§ 125. *Courbures périodiques et paratoniques*<sup>1</sup>. Lorsqu'un *Mimosa*, un *Phaseolus*, un trèfle, un *Oxalis*, etc., sont dans l'état que nous avons désigné sous le nom de phototonique, et qu'en même temps la température est suffisamment élevée (thermotone), les coussinets des feuilles exécutent des mouvements constants; ils se courbent pendant quelque temps vers le bas, atteignent un certain maximum, puis se relèvent jusqu'à un autre maximum et s'abaissent de nouveau<sup>2</sup>. Le temps qui s'écoule entre deux oscillations varie d'une plante à l'autre; chez le *Mimosa*, à une lumière ou dans une obscurité constante la période embrasse à peu près une demi-journée; de même chez l'*Oxalis acetosella*; des folioles latérales d'*Hedysarum* ne demandent que quelques minutes pour exécuter une oscillation; il en est de même d'après Morren, du labellum de *Megaclinium falcatum* qui s'élève et s'abaisse alternativement à des intervalles de 2 à 7 minutes<sup>3</sup>.

Les organes à mouvements périodiques sont uniformément composés d'un tissu érectile dont l'expansion est limitée par des couches passives élastiques (faisceau fibro-vasculaire axile et épiderme); la tension y est toujours très-forte. Les courbures ne peuvent être attribuées qu'à des variations périodiques dans la tension, qui donnent la prépondérance tantôt à un côté et tantôt à l'autre. Ce résultat peut être atteint par deux voies: ou bien l'érectilité restant toujours la même, c'est l'élasticité qui augmente tantôt d'un côté tantôt de l'autre; ou bien l'élasticité restant la même, c'est l'érectilité qui

<sup>1</sup> Voyez §§ 16 et 18.

<sup>2</sup> C'est dans l'obscurité ou à un demi-jour qu'on reconnaît le mieux la continuité des mouvements. A la lumière, l'action paratonique de la lumière a aussi une influence dont il faut tenir compte.

<sup>3</sup> Morren, Ann. Sc. nat., 1843, XIX, 91.



varie. Ces deux hypothèses rendent également bien compte des phénomènes qui nous occupent. Un seul fait semble devoir faire pencher pour l'une des deux : c'est que, ainsi que Brücke l'a découvert, la tension générale augmente pendant la nuit dans les articulations de *Mimosa* et diminue pendant le jour; cette observation ne suffit pourtant pas pour trancher la question; car chez un *Mimosa* exposé à l'alternance du jour et de la nuit, les mouvements périodiques ne sont pas purs mais sont modifiés par l'influence paratonique de la lumière. Des observations, pour être concluantes, devraient être faites sur des plantes qui se trouvent exposées à une lumière ou à une obscurité constante et à une température invariable.

Il ne nous importe pas tant de savoir si la tension dans les organes de mouvement n'est pas la même pendant le jour et pendant la nuit; il s'agit bien plutôt de connaître si elle varie, lorsque dans une obscurité constante les pétioles s'abaissent et se relèvent alternativement. Ce point une fois élucidé, il faudrait rechercher si ces changements se rattachent à des modifications dans les couches passives ou dans les couches érectiles. Les observations exactes faisant encore complètement défaut, il est impossible de rien dire de positif sur la théorie mécanique des mouvements périodiques.

Il me paraît cependant vraisemblable que ces mouvements indépendants de la lumière, de la chaleur se rattachent à des variations dans l'état d'expansion du parenchyme. Si par exemple chez le *Mimosa* ou l'*Oxalis*, on voulait admettre que c'est l'élasticité du faisceau axile qui varie, le résultat serait, vu la position de cet organe, beaucoup plutôt un allongement et un raccourcissement alternatif qu'une courbure énergique; on ne peut guère non plus placer le siège des variations de l'élasticité dans l'épiderme; la tension entre cette membrane et le parenchyme est trop faible chez le *Mimosa*, pour qu'on pût attendre de grands mouvements. Il est enfin difficile de trouver une raison valable pour expliquer les variations de l'élasticité des couches passives. Il est, par contre, très-facile de se rendre compte d'oscillations dans l'expansion du corps érectile<sup>1</sup>, en les attribuant au déplacement rapide d'une certaine quantité d'eau. On pourrait aussi supposer que de simples variations de forme dans les cellules tantôt d'un côté du tissu érectile, tantôt de l'autre deviennent la cause des courbures périodiques sans aucun déplacement d'eau.

Nous connaissons encore moins les causes qui donnent la pre-

<sup>1</sup> Hofmeister (III, 515) partage cette manière de voir.

mière impulsion aux changements de tension dans les tissus. On ne peut pas les chercher dans les rapports de ces plantes avec les agents extérieurs; les mouvements peuvent se répéter nombre de fois sans que ceux-ci changent en rien; on ne peut pas non plus penser à des modifications dans l'état électrique de l'air; le temps qui s'écoule entre deux mouvements est quelquefois trop court; de plus chez les *Acacia*, les *Mimosa*, les *Oxalis* qu'on tient dans l'obscurité, c'est tantôt une feuille et tantôt une autre qui se ferme ou qui s'ouvre: on ne peut donc pas attribuer ce phénomène à des causes extérieures. Il faut nécessairement supposer qu'aux opérations chimiques dont la plante est incessamment le théâtre, se lient des modifications qui peut-être par une série compliquée d'intermédiaires, finissent par produire des différences périodiques dans la tension des organes de mouvement.

On ne sera pas surpris de notre ignorance dans tout ce qui se rattache aux mouvements périodiques, si l'on réfléchit que jusqu'à ce jour on les a confondus avec les effets paratoniques de la lumière<sup>1</sup>; on ne distinguait pas non plus assez clairement les états phototoniques et therмотoniques. — Lorsqu'un *Mimosa*, un *Phaseolus*, ou un *Oxalis* qu'on plonge brusquement dans l'obscurité pendant la journée, ferme ses feuilles pour les rouvrir à la lumière, nous avons évidemment à faire ici à une irritation produite par l'irrégularité de l'éclairage; ce phénomène doit être soigneusement distingué des mouvements périodiques indépendants; on les confond facilement, parce que c'est de la combinaison de ces deux sortes d'influences que naissent les effets visibles. Nous ne connaissons absolument rien de l'effet mécanique produit dans les organes de mouvement par l'influence paratonique de la lumière.

Ce que nous avons dit aux §§ 16 et 18 montre déjà que l'action de la lumière qui fait ouvrir les feuilles d'un *Mimosa* fermées dans l'obscurité, n'a aucun rapport avec les courbures héliotropes; l'excitation paratonique dépend de la durée des oscillations de la lumière, les courbures héliotropes sont simplement dues à un éclairage qui n'est pas le même des deux côtés; l'ouverture des feuilles fermées n'a aucune relation avec la direction de la lumière qui joue un rôle prépondérant dans les courbures héliotropes; l'action paratonique de la lumière ne se fait sentir que sur des plantes qui sont dans l'état phototonique; les courbures héliotropes ne sont point soumises à cette condition; enfin le même organe peut exécuter à la fois des courbures paratoniques et héliotropes;

<sup>1</sup> Je suis moi-même tombé dans cette erreur dans mon mémoire: « Ueber das Bewegungsorgan und die periodischen Bewegungen der Blätter von *Phaseolus* und *Oxalis* » (Bot. Zeitung, 1857, p. 814). Mais dans un mémoire postérieur sur la rigidité des organes de mouvement, j'ai fait ressortir cette différence (*Flora*, 1863, p. 437). De Candolle (*Phys.*, II, 640) me paraît avoir eu déjà cette idée; mais il n'y a pas insisté.

sur des *Mimosa* ou *Phaseolus* <sup>1</sup> placés sur une fenêtre, les articulations des feuilles se courbent avec la concavité tournée vers la lumière (héliotropes); en même temps elles se relèvent à la lumière et s'abaissent dans l'obscurité (paratoniques).

J'ai déjà dans le § 18, donné une table, qui indique les mouvements périodiques d'un *Mimosa* dans une obscurité constante, avec une température invariable; je citerai encore ici mes observations sur quelques autres plantes <sup>2</sup>. Les feuilles d'*Acacia lophantha* sont insensibles à un ébranlement mécanique, mais elles sont soumises à l'influence de la lumière (action paratonique); elles se ferment lorsqu'on les plonge brusquement dans l'obscurité et se rouvrent au jour; elles exécutent, en outre, des mouvements périodiques bien caractérisés qui continuent pendant quelques jours dans l'obscurité constante, mais ne tardent pas à devenir irréguliers puis à cesser complètement. Si l'on transporte la plante devenue ainsi rigide à la lumière puis de nouveau dans l'obscurité, les feuilles restent toujours immobiles; l'action paratonique est maintenant sans effet. Une insolation un peu prolongée peut ici, comme chez le *Mimosa*, rétablir les deux sortes de mouvements. — Le 20 avril 1863 un jeune *Acacia Lophantha* muni de neuf feuilles fut enfermé dans une armoire avec un thermomètre. Les observations se faisaient toutes les heures; mais pour abrégé je n'ai cité ici que les plus importantes.

Avril 1863.	Heure.	° C.	<i>Acacia lophantha</i> dans l'obscurité.
20	9 ap. m.	17,5	Feuilles fermées.
21	6 av. m.	17,5	Folioles ouvertes de 90°.
	12 jour.	18,0	Folioles ouvertes de 180°.
	6 ap. m.	17,5	Folioles ouvertes de 60-70°.
22	9 »	17,0	Les feuilles les plus vieilles à demi ouvertes, les plus jeunes fermées.
	6 av. m.	17,0	Folioles ouvertes de 130°, les pétioles secondaires dirigés irrégulièrement en bas.
	12 jour.	18,0	Folioles ouvertes de 180°, ditto.
	4 ap. m.	18,7	Les folioles commencent à se fermer.
23	9 »	18,0	Les feuilles inférieures ouvertes; les supérieures à demi fermées.
	7 av. m.	17,7	Toutes les folioles ouvertes de 180°.
	12 jour.	16,6	De même.
	10 ap. m.	16,2	De même.
24	6 av. m.	15,6	Les feuilles supérieures ne sont pas parfaitement planes.
	12 jour.	16,2	Presque toutes les feuilles ouvertes de 180°.
	10 ap. m.	15,6	Feuilles supérieures irrégulières.
25	6 av. m.	15,0	Toutes les folioles ouvertes.

<sup>1</sup> A côté des mouvements paratoniques et héliotropiques, les feuilles peuvent en exécuter d'autres périodiques indépendants; toutes tendent sous l'influence de la pesanteur à se diriger vers le zénith: cela fait déjà quatre sortes de mouvements; enfin chez le *Mimosa*, l'irritabilité peut encore compter pour un cinquième.

<sup>2</sup> J. Sacha, « Die vorübergehenden Starrezustände periodisch beweglicher und reizbarer Organe, » Flora, 1863, p. 487.

Lorsque les mouvements périodiques eurent à peu près complètement disparu, la plante fut placée par un ciel couvert sur une fenêtre : en 2 h. les folioles s'abaissèrent fortement et s'écartèrent les unes des autres ; les pétioles secondaires changèrent aussi un peu de place. A midi, cette même plante devenue rigide, fut placée dans l'obscurité en même temps qu'une autre qui se trouvait dans l'état phototonique ; les feuilles de la première ne bougèrent plus ; celles de la seconde prirent en une heure une position de sommeil bien caractérisée. Les deux plantes furent alors replacées sur la fenêtre : la première resta toujours immobile, tandis que la seconde rouvrit ses folioles en une heure. Le soir du même jour les feuilles supérieures (8 ou 9) de la plante rigide commencèrent déjà à se fermer ; les autres restèrent ouvertes ; le lendemain la mobilité était entièrement revenue ; la plante n'avait donc souffert dans l'obscurité aucun dommage durable. — Un autre exemplaire d'*Acacia lophantha* fut placé, le 25 juin, dans l'obscurité ; la température oscillait entre 20 et 25° C. Ce ne fut qu'au bout de 12 jours que les mouvements périodiques eurent entièrement disparu ; la rigidité se manifesta pour les feuilles inférieures au bout de quatre jours ; elle remonta le long de la tige et n'atteignit les feuilles les plus jeunes que les dernières. A la lumière, la mobilité reparut au bout de 24 heures.

Les trois folioles du *Trifolium incarnatum* sont complètement ouvertes dans la journée ; pendant la nuit, elles se relèvent et viennent s'appliquer les unes contre les autres ; elles sont sensibles à l'influence paratonique de la lumière, en tant qu'elles se ferment lorsqu'on les plonge brusquement dans l'obscurité et se rouvrent à la lumière ; un séjour trop prolongé dans l'obscurité les rend rigides. Les observations suivantes ont été faites sur des plantes cultivées en pot :

Mars 1862.	Heure.	<i>Trifolium incarnatum</i> dans l'obscurité.
20	12 jour.	Les feuilles sont placées dans l'obscurité, toutes bien déployées.
	4 ap. m.	La plupart des folioles sont relevées.
21	9 »	Toutes les feuilles dans la position de sommeil.
	7 av. m.	Toutes les folioles déployées. De même toute la journée.
22	9 ap. m.	La plupart des feuilles dans la position de sommeil, quelques-unes encore ouvertes.
	7 av. m.	Toutes les feuilles épanouies.
23	12 jour.	Beaucoup de folioles s'abaissent.
	8 ap. m.	De même, irrégulièrement.
24	8 av. m.	La plupart des feuilles déployées ; quelques-unes dans la position de sommeil.
	3 ap. m.	Feuilles épanouies.
	9 »	La plupart des folioles abaissées.
	7 av. m.	La plupart des folioles abaissées, quelques-unes dans la position de sommeil.

Les folioles ont ainsi adopté une position qui ne se rencontre jamais

dans l'état phototonique et qui est caractéristique de la rigidité. — Le 24 mars, la plante fut placée sur une fenêtre ; après une insolation de 3 h. les folioles étaient encore rigides ; cependant le soir du même jour, elles se replièrent et le lendemain, elles avaient de nouveau toutes leurs propriétés. Beaucoup d'autres expériences donnèrent des résultats analogues. Les mouvements périodiques dans l'obscurité ne dépendent point des oscillations de la température ; je l'ai reconnu dans une expérience prolongée pendant trois jours (septembre 1860) où la température de la caisse dans laquelle se trouvait la plante varia seulement de 15,5° à 15,8° C. ; ces légères variations n'avaient aucune influence régulière sur les mouvements périodiques.

Un *Oxalis acetosella* placé dans l'obscurité en mai 1863, la température étant de 20-22° C., commença par dédoubler ses périodes ; à 6 heures du matin les folioles s'ouvrirent, puis bientôt s'abaissèrent à moitié ; à midi elles se relevèrent et restèrent ainsi jusqu'à 7 h. p. m. Pendant la nuit leur position était irrégulière ; les folioles étaient tantôt horizontales, tantôt repliées en bas. Des mouvements peu étendus et irréguliers furent exécutés les jours suivants jusqu'au septième où ils cessèrent tout à fait ; à ce moment une forte secousse produisait encore quelque effet. La plante placée sur une fenêtre redevint mobile au bout de peu de jours, cependant la plupart des feuilles dépérèrent. (En un lieu peu éclairé, où un *Mimosa* devient rigide en quelques jours, l'*Oxal. acet.* garde toute sa sensibilité et végète vigoureusement.) Cohn a fait sur cette plante des recherches du même genre que les miennes qui lui ont donné des résultats analogues<sup>1</sup>.

D'après Cohn, des folioles placées au milieu de la nuit dans le voisinage d'une lampe d'Argand se rouvrent presque immédiatement. Par contre de Candolle<sup>2</sup> n'est pas arrivé à modifier, par la lumière artificielle, la période journalière de l'*Oxalis stricta* et *incarnata*. Mairan en 1720 pensait déjà que les *Mimosa* exécutent leurs mouvements périodiques dans une obscurité constante ; du Fay<sup>3</sup> s'élève contre cette opinion parce que les feuilles de ses plantes placées dans les caves de l'observatoire de Paris se rouvrirent bien mais restèrent dès lors rigides ; on ne sera pas étonné de ce résultat dès que l'on saura, que dans ces caves régnait une température constante de 11°. Du Hamel, de Candolle, Dutrochet<sup>4</sup> on décrit les mouvements périodiques exécutés dans l'obscurité ; ce dernier parle aussi de la rigidité qui se manifeste au bout de quelques jours et qui passe lorsque la plante est de nouveau exposée à la lumière.

Sur l'accélération des périodes à la lumière constante, je ne connais d'autres observations que celles de de Candolle qui plaça deux exemplaires de *Mimosa* dans une cave éclairée par cinq lampes d'Argand ; les feuilles s'ouvrirent déjà à 2 h. a. m. pour se refermer à 3 h. p. m. ; le second jour elles s'ouvrirent à minuit et se refermèrent à 2 h. p. m. J'ai dé-

<sup>1</sup> Bericht der Verh. der bot. Section der schles. Gesell. f. vaterländ. Cultur, 1859, p. 57.

<sup>2</sup> De Candolle, Phys., II, 640.

<sup>3</sup> Acad. des Sc., Paris, 1736.

<sup>4</sup> Dutrochet, Mém., I, 555.

crit en 1863 (Flora N° 31) l'accélération des périodes dans l'obscurité. Un *Mimosa* fut placé le 15 août 1862, à 6 h. p. m. dans l'obscurité (température 22,5° C.); à 7 h. les feuilles avaient déjà la position nocturne; le matin suivant, à 5 1/4 h. (18,7° C.) elles étaient encore repliées; à 7 h. elles étaient à moitié ouvertes (20° C.) à 8 h. déjà refermées; à midi elles étaient de nouveau à moitié ouvertes (21,2° C.), à 1 h. p. m. elles étaient ouvertes de 30°, à 3 h. de 30 à 60°; à 5 h. p. m. 22,5° C.) de 30°, à 7 h. de 20 à 30°; le jour suivant à 7 h. toutes les folioles étaient repliées, à midi (21,2° C.) quelques-unes irrégulièrement ouvertes, d'autres fermées; à 2 1/4 h. p. m. toutes les feuilles étaient à peu près fermées, à 6 h. p. m. elles l'étaient tout à fait; le 3<sup>e</sup> jour, à 6 h. a. m. toutes les folioles étaient déployées mais irrégulièrement; elles n'étaient plus sensibles; le pétiole même l'était à peine (16,5° C.). A midi toutes les folioles étaient épanouies. A 2 h. la plante qui avait perdu toute sensibilité, mais qui exécutait encore des mouvements irréguliers fut placée sur une fenêtre. A 3 1/4 h. (21,2° C.) les pétioles s'étaient fortement relevés et les folioles avaient fléchi. A 6 h. p. m. la sensibilité n'avait pas encore reparu mais les feuilles se replièrent pour la nuit. Le jour suivant, elles s'ouvrirent à 7 h. a. m. et l'irritabilité reparut le même jour vers 11 h. a. m. — D'autres expériences faites sur la même plante m'ont toujours donné à peu près le même résultat. Le matin les folioles s'ouvraient à une heure un peu variable; elles se refermaient bientôt jusqu'à 1 à 3 h. p. m. puis se rouvraient encore pour se refermer dans la soirée.

De tous ces faits, combinés avec ce qui se passe dans la plante exposée à l'alternance régulière du jour et de la nuit, il suit qu'il y a d'un côté des mouvements périodiques qui ne dépendent point des modifications de l'éclairage; mais que, d'un autre côté, les organes sont sensibles à l'influence de la lumière; ils se ferment dans l'obscurité et se rouvrent au jour. La période journalière habituelle est donc la combinaison de ces deux sortes de mouvements.

Je pourrais trouver encore dans les ouvrages publiés jusqu'à ce jour, de nombreux renseignements sur la théorie des mouvements périodiques et paratoniques, mais comme les deux classes de mouvements ont été partout confondues; je n'y attache aucun prix; toutes les recherches sur ce sujet doivent être reprises entièrement à nouveau. — L'anatomie des organes mobiles n'a pas encore été suffisamment étudiée en regard des mouvements qu'ils exécutent; d'après Ratschinsky<sup>1</sup>, les cellules du tissu érectile de *Kennedyia floribunda* et de *Robinia pseudo-acacia* dont les pétioles s'abaissent pendant la nuit ont les parois plus épaisses vers la face supérieure que vers l'inférieure (comme chez le *Mimosa*); c'est précisément le contraire qui arrive chez le *Lathyrus odoratus* dont les pétioles se relèvent pendant la nuit.

Les particularités d'organisation qui rendent possibles les mouvements périodiques des organes floraux et en particulier des corolles nous sont, à une exception près, inconnues; nous n'en savons pas davantage des causes de ces mouvements. Nous ne savons pas si les variations dans les tensions des tissus sont dues à des changements internes à retour pério-

<sup>1</sup> Ratschinsky, Ann. des Sc. nat., 1868, IX, 183.

dique ou aux oscillations de la température, de la lumière et de l'humidité; presque tous les documents que je connais à ce sujet ne sont que des descriptions incomplètes des phénomènes extérieurs<sup>1</sup>; les recherches assez approfondies de Dutrochet<sup>2</sup> sur le mécanisme de ces mouvements sont rendues si confuses par ses théories endosmotiques, qu'elles ne peuvent guères être appréciées tant qu'on ne peut pas leur opposer des observations faites en regard de la théorie de la tension des tissus.

Les seules observations sur le mouvement des feuilles périgonales faites dans de bonnes conditions sont dues à Hofmeister (III, p. 516); il en ressort que dans beaucoup de cas les mouvements de ces organes peuvent être attribués aux oscillations de la température. Des fleurs de tulipe placées peu après leur épanouissement dans un lieu sombre de température constante (17,7° 18° R.) ne tardent pas à se fermer pour se rouvrir bientôt, puis se refermer et ainsi de suite pendant plusieurs jours. Le premier jour, les périodes sont les mêmes que dans des conditions normales, mais elles deviennent bientôt toujours plus irrégulières. Une élévation de température de quelques degrés (dans l'obscurité) fait ouvrir rapidement les fleurs encore fermées; un refroidissement correspondant produit l'effet contraire. L'épanouissement devient extraordinairement rapide si l'élévation de température est soudaine et considérable. Hofmeister plaça une fleur entièrement fermée dans de l'eau à 32° R. (la température de l'air étant 16° R.); au bout d'une minute 2 feuilles périgonales opposées s'étaient écartées de 15 millim.; au bout de 6 min. la distance était de 21 millim. Pendant le cours de l'expérience l'air contenu dans les espaces intercellulaires fut remplacé par de l'eau et les feuilles du périgone devinrent transparentes. Elles n'exécutèrent dès lors plus aucun mouvement dans l'eau et y restèrent 2 jours, celle-ci ayant acquis une température de 14° R. : une fois sorties de l'eau, elles gardaient toutes les positions qu'on leur donnait en les courbant; au bout de 24 h. la fleur recommença pourtant à se fermer; à partir de ce moment, elle exécuta pendant plusieurs jours les mouvements réguliers soir et matin. (Les espaces intercellulaires étaient-ils de nouveau pleins d'air?)

D'après Hofmeister, les mouvements du périgone s'exécutent à la suite de courbures de la partie inférieure des folioles ( $\frac{1}{4}$  ou  $\frac{1}{5}$ ); on le voit facilement sur des coupes longitudinales médianes. Si, sur un lambeau de ce genre formant un arc dont la concavité est tournée vers l'intérieur de la fleur, on enlève l'épiderme de la face interne, la courbure diminue beaucoup ou même disparaît entièrement; si la fleur était bien épanouie, elle peut même se reproduire dans le sens opposé. Si l'on enlève aussi l'épiderme de la face externe, la première courbure reparaît marquée, surtout si la fleur était encore fermée; elle disparaît presque entièrement si on plonge le lambeau dans de l'eau 30 ou 32° R.

« Cela prouve une fois de plus, dit Hofmeister, que les mouvements périodiques des organes végétaux sont dus à des différences d'expansion des couches érectiles opposées et non pas à des différences d'élasticité des couches passives. »

<sup>1</sup> On trouvera quelques renseignements valables dans P. de Candolle, Mémoires présentés à l'Inst. des Sc. par divers savants, 1806, I, 337. — De Candolle, *Physiol.*, II, 24. — Meyen, *Physiol.*, III, 475. — Sachs, *Bot. Zeitung*, 1865, p. 130 et 136.

<sup>2</sup> Dutrochet, *Mémoires*, etc., I, 472.

§ 126. *Courbures héliotropes positives*<sup>1</sup>. Si une tige courbée du côté de la lumière est fendue longitudinalement, la concavité du côté éclairé augmente ; la convexité de l'autre côté diminue ou même se courbe en sens inverse (la convexité tournée vers la lumière), si l'organe était très-riche en sève et en pleine végétation, mais toujours peu énergiquement. Ces faits prouvent : 1) que dans l'organe intact il y avait tension entre le côté le plus et le moins éclairé ; le premier était le plus fort et l'autre suivait passivement son impulsion ; 2) que la tension entre les couches externes passives et les couches internes érectiles est plus forte dans la moitié éclairée que dans l'autre. La courbure qu'exécute chacune des deux moitiés laissée à elle-même est l'expression de cette tension ; la courbure générale de l'organe intact est la résultante des deux tensions partielles. Si l'on suppose maintenant que les couches sont entièrement séparées les unes des autres, de manière que chacune puisse atteindre ses dimensions véritables, il y aura bien plus de différence de longueur entre l'épiderme et le parenchyme du côté éclairé qu'entre les tissus correspondants du côté opposé ; les différences de longueur de ces couches isolées peuvent être prises comme mesure de leur tension dans l'organe intact.

I. Une tige de balsamine portant des feuilles et des fleurs, trempée dans l'eau, se courba en 18 heures vers la fenêtre. Le morceau examiné, long de 230 mill. formait un arc des 55°<sup>2</sup> ; j'enlevai d'abord deux lanières d'écorce du côté concave éclairé et du côté convexe, puis deux lambeaux de tissu ligneux mou et plein de sève ; j'isolai ensuite complètement la moelle. Chaque partie fut placée sur une feuille de papier ; ses points extrêmes furent marqués et sa longueur ainsi mesurée :

Lambeaux de tissus.	Longueur en mill.	Différence entre a et b, d et e.	Différence entre a et c, c et e.
a. Écorce du côté éclairé.	227,5	} . . . . 1,1	} . . 17,5
b. Bois	228,6		
c. Moelle isolée . . . . .	245,0	} . . . . .	} . . 13,0
d. Bois, côté le moins éclairé.	232,3		
e. Écorce	232,0	} . . . . 0,3	

<sup>1</sup> Voy. §§ 16 et 17.

<sup>2</sup> Le morceau de tige est appliqué contre une feuille de papier par son côté concave ; sa longueur est marquée au moyen de deux points. Cette méthode me parait la meilleure, parce que l'arc n'est jamais parfaitement régulier et ne peut pas se mesurer directement.



Il y avait donc une faible tension entre l'écorce et le bois des deux côtés; un peu plus forte du côté éclairé. Il y avait également une tension marquée des deux côtés entre l'écorce, le bois et la moelle; et cette tension était plus forte du côté éclairé. On remarquera aussi que le bois du côté le moins éclairé était de 3,7 mill. plus long que du côté éclairé; pour l'écorce la différence est dans le même sens et s'élève à 4,5 mill. ; dans la moelle isolée il n'y a plus de tension, elle reste parfaitement droite, ses deux côtés sont de la même longueur. Ainsi la courbure du rameau n'était pas due à une augmentation de l'expansibilité de la moelle du côté le moins éclairé; elle provenait de ce que les couches externes passives du côté le moins éclairé avaient acquis une longueur effective plus grande que celle des couches correspondantes du côté éclairé; l'expansibilité dans la moelle se faisait sentir de ce côté-là plus que de l'autre. Je ne sais si les couches passives du côté convexe étaient en même temps plus dilatables et moins élastiques que celles de l'autre côté.

II. L'observation suivante conduit à des résultats un peu différents : le sommet d'une tige bien droite de Cucurbita (40 centim. de longueur) fut coupé et placé sur une fenêtre, sa partie inférieure plongeant perpendiculairement dans l'eau. Au bout de 46 heures la partie moyenne était courbée vers la lumière; cette région fut séparée du reste, appliquée contre une feuille de papier qu'elle touchait dans toute la longueur de son côté concave et ainsi mesurée : le morceau long de 207,5 mill. formait un arc de 50°. Ensuite j'enlevai à droite et à gauche (dans le plan de courbure) par deux coupes longitudinales environ la moitié de la tige : celle-ci étant creuse, les parties concave et convexe se trouvaient par suite de cette opération complètement isolées l'une de l'autre ; la courbure dans la première s'éleva aussitôt de 50° à 140°; la seconde se redressa puis se courba dans l'autre sens (du côté de l'ombre) faisant un arc de 95°. La courbure primitive de l'organe intact était donc la résultante de deux courbures opposées et inégales. — Je séparai ensuite au moyen d'une section parallèle à la surface chacune des deux portions en deux, un lambeau d'épiderme et un morceau de parenchyme et de faisceaux fibro-vasculaires (facilement dilatables).

Tissus.	Longueur en mill.	Différences		
		b-a c-d	c-b	d-a
a. Épiderme du côté éclairé . . .	205,0	} = 5,0mm	} = 3,5mm	} = 4mm
b. Parenchyme . . .	210,0			
c. Parenchyme, côté le moins éclairé	213,5	} = 4,5mm		
d. Épiderme . . .	209,0			

Il y a dans ce cas une différence de longueur marquée entre les tissus érectiles des deux côtés ; celui du côté le moins éclairé l'emporte sur l'autre de 3,5 mill. Cependant la courbure repose encore ici, non pas sur une augmentation dans l'expansion du tissu érectile du côté le moins éclairé, mais sur l'accroissement de l'épiderme (couches passives) de cette même région ; il est là de 4 mill. plus long que de l'autre côté. Pris en masse le côté le moins éclairé est donc plus long que l'autre et la tension chez lui est plus faible (4,5 : 5). Cela concorde avec une observation d'Hofmeister (I, p. 203) sur un germe de Cucurbita ; l'axe hypocotylé, long de 80,82 mill. se courba vers la lumière en formant un arc de 76° 24'. Après qu'il l'eut coupé longitudinalement en deux, le côté concave se courba jusqu'à 81° 36' et s'allongea de 6,16 mill. L'autre côté formait encore un arc de 58° 44' et avait une longueur de 87,79 mill. <sup>1</sup>

III. Une jeune plante de *Nicotiana Tabacum*, haute de 40 centim. et cultivée en vase fut placée au fond d'une chambre ; au bout de 48 h. les entre-nœuds les plus jeunes s'étaient légèrement courbés vers la fenêtre et ils furent examinés comme ceux des cas précédents. La portion courbée longue de 133 mill. formait un arc de 30°. De chaque côté (concave et convexe) j'enlevai une bande formée d'épiderme, d'écorce et de bois laissant la moelle de côté ; la bande qui provenait du côté éclairé prit aussitôt une courbure de plus de 360°, en s'enroulant en spirale ; la bandelette prise de l'autre côté, se courba en sens inverse (l'épiderme concave) et décrivit également plus d'un tour de spire. La moelle dégagée de toutes les couches environnantes conserva la courbure du rameau intact (30°). Dans ce cas les courbures opposées des couches passives du côté le plus et du côté le moins éclairé étant égales, celles-ci n'auraient à elles seules produit qu'un rameau droit ; c'est de la moelle elle-

<sup>1</sup> Cette expérience n'indique pas si l'allongement du côté le moins éclairé est dû à une augmentation de la dilatabilité des couches passives ou à une autre cause.

même que provient la courbure de l'organe entier; son côté le moins éclairé s'est allongé un peu plus que l'autre; il est juste de dire qu'en outre le côté le moins éclairé des couches passives est également devenu un peu plus long que l'autre :

Tissus.	Longueur en mill.	Différence	
		b—a b—c	c—a
a. Couche passive éclairée. . . . .	131,5	} . . . 5,5mm	} . . . 1,0mm
b. Moelle . . . . .	137,0		
c. Couche passive moins éclairée. . . . .	132,5		

Un autre individu de la même espèce, traité de la même manière donna des résultats analogues; la courbure des couches passives du côté convexe est plus forte que celle des mêmes couches du côté éclairé; les premières étaient de 2,5 mill. plus longues que les dernières et devaient par conséquent faciliter beaucoup la courbure de la moelle. Elle était de 25° et les longueurs comparatives furent les suivantes :

a. Couches passives éclairées. 87,0 <sup>mm</sup>	} . . . 5,0mm	} . . . 2,5mm
b. Moelle . . . . . 92,0		
c. Couches passives moins éclairées. 89,5		

Ces expériences ne sont malheureusement pas encore assez nombreuses, pour qu'on puisse en déduire avec quelque certitude une loi positive; elles ne furent entreprises que peu de jours avant l'impression de ce § et le temps et les matériaux manquaient pour les compléter. Elles montrent cependant que les courbures héliotropes ne proviennent pas uniquement d'une différence de dilatabilité entre les couches passives convexes et concaves, mais plutôt d'une différence dans leur croissance; dans certains cas, le parenchyme érectile s'allonge aussi lui-même plus d'un côté que de l'autre. On peut dire d'une manière générale que dans les rameaux qui se courbent vers la lumière, les couches passives du côté le moins éclairé s'allongent un peu plus que les autres et favorisent ainsi l'expansion du tissu érectile (I, II, III). Ce dernier croît aussi parfois un peu plus activement du côté le moins éclairé (II et III).

Nos travaux rendent mieux encore que ceux d'Hofmeister<sup>1</sup> justice

<sup>1</sup> Hofmeister, II, 203.

à la théorie de de Candolle<sup>1</sup> sur les courbures héliotropes ; l'illustre savant genevois avait reconnu que les parties les moins éclairées s'allongent davantage (étiolement). Dutrochet et d'autres après lui combattirent cette manière de voir, ayant remarqué que la moitié la plus éclairée séparée du reste continue à se courber encore, tandis que l'autre se redresse souvent complètement ; ce serait donc suivant eux la première qui dans ce phénomène jouerait le rôle actif ; cette dernière expression indique une fausse manière d'envisager ces phénomènes. On partait évidemment de l'idée que l'allongement du côté le moins éclairé ne pouvait produire la courbure décrite par de Candolle, qu'en pressant en avant le côté éclairé ; c'était bien un peu le cas dans mes observations II et III mais on peut fort bien admettre aussi que l'allongement des couches passives du côté non éclairé agit en donnant en quelque sorte satisfaction à la tendance qu'ont les couches éclairées à se courber.

Il me semble que le caractère de la tension des tissus doit changer avec la prolongation de l'action unilatérale de la lumière.

L'un des faits les plus importants pour la théorie des courbures héliotropes, a été découvert par Hofmeister lorsqu'il a montré qu'elles ne sont point accompagnées d'un raccourcissement du côté éclairé mais bien d'un allongement quoique plus faible il est vrai que celui du côté convexe. Sa manière de procéder est, dans tous ses traits les plus essentiels, semblable à la mienne, telle que je l'ai présentée dans la fig. 50. *c c* est la section d'une boîte noircie à l'intérieur qui peut être exactement fermée par la plaque de verre *g g* ; sur celle-ci sont solidement fixés deux morceaux de liège *k k* ; l'entre-nœud ou le pétiole *p* est coupé de manière à occuper exactement l'intervalle laissé libre entre les deux morceaux de liège auxquels il est fixé par les épingles *n n*. L'intérieur de la boîte est maintenu humide par du papier buvard imbibé d'eau et l'appareil est placé pendant 24 ou 48 heures sur une fenêtre. Lorsque, pendant ce temps, *p* s'est courbé et a pris la position *p'*, les deux points *n* ont conservé leur distance, les deux côtés de *p* aussi bien le concave que le convexe se sont allongés.

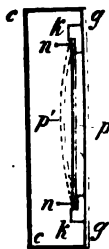


Fig. 50.

Après avoir reconnu que le côté éclairé d'un rameau croît moins vite que celui qui demeure dans l'ombre, il nous reste encore à ap-

<sup>1</sup> De Candolle, Phys. végét., Paris, 1882, III, 1088.

prendre d'où provient cette inégalité. Je ne puis répondre encore positivement à cette question. Je proposerai cependant, à titre d'hypothèse, la solution suivante : Sous l'influence de la lumière, les membranes subissent une transformation chimique qui ne leur permet pas d'emmagasiner autant d'eau que dans l'obscurité. On ne peut pas admettre que la courbure soit due à une évaporation énergétique du côté éclairé, à cause des rapports dans la tension des tissus ; si cette hypothèse était fondée, la tension serait moins forte du côté éclairé que de l'autre, ce qui n'est point le cas ; en outre les plantes submergées se courbent aussi bien que les autres du côté de la lumière. Le phénomène se manifestant avec la même intensité chez les algues unicellulaires telles que la *Vaucheria*, il est évident que des modifications causées par la lumière atteignent l'état moléculaire des membranes et non pas la sève.

L'hypothèse que l'élimination de l'oxygène joue un rôle dans les courbures héliotropes est insoutenable<sup>1</sup> ; en effet les racines sont aussi sensibles que les tiges bien qu'elles n'exhalent jamais d'oxygène et de plus les entre-nœuds sont surtout sensibles aux inégalités de la lumière, lorsque l'éclairage est en tout trop faible pour produire une élimination d'oxygène appréciable<sup>2</sup>. — On ne peut pas davantage croire à un effet de la température, plus élevée du côté éclairé ; cela serait contraire au rôle ordinaire de la chaleur dans la croissance ; de plus on ne voit pas les plantes se tourner dans l'obscurité vers une source de chaleur sombre ; enfin ce sont les rayons les plus réfringents, c'est-à-dire les moins chauds qui ont le plus d'influence sur l'héliotropisme.

Pour arriver à comprendre la théorie de l'héliotropisme, Hofmeister<sup>3</sup> s'appuie sur un phénomène qui en est, au premier abord, bien différent. Les parois transversales qui séparent les cellules dans le style du sporange chez le *Pilobolus crystallinus*<sup>4</sup> se soulèvent peu à peu, forment une projection sphérique qui pénètre dans l'intérieur du sporange et pressent ainsi les spores contre la paroi extérieure. Cette formation a lieu pendant la nuit et n'atteint sa perfection que le matin suivant. La pression devient finalement très-forte dans le sporange, jusqu'à déchirer ses parois près de leur base, et cela avec une telle violence qu'il est souvent projeté à

<sup>1</sup> Mohl, *Veget. Zelle*, p. 299.

<sup>2</sup> J'ai, comme bien d'autres, penché vers cette hypothèse dans mon mémoire, du reste fort incomplet, « *Ueber die Ursachen der Lichtwendungen der Pflanzen*, » Lotos, Prague, 1857, p. 154.

<sup>3</sup> Hofmeister, III, 514.

<sup>4</sup> Cohn, *Verh. der Leopoldina*, XV, 1<sup>re</sup> part., 514-516.

plusieurs pouces de distance. Comme il ne reste aucune trace de déchirure, la ligne de séparation est probablement préparée à l'avance. D'après Cohn, la tension est si grande qu'au moment de la rupture du sporange, la protubérance de la paroi transversale est souvent déchirée aussi. D'après Coëmann<sup>1</sup>, la rupture du sporange n'a jamais lieu dans l'obscurité, mais lorsqu'il est bien mûr, il part au premier rayon de soleil qui vient le frapper.

< Il est évident, dit Hofmeister, d'après cette dernière expérience que la dilatabilité (croissance, Sachs) des parois latérales du sporange, n'atteint pas sa limite dans l'obscurité; mais à une lumière intense, elle diminue rapidement et assez, pour que le sporange soit immédiatement déchiré. >

A côté de ce que j'ai dit dans le § 126, je ne connais pas d'ouvrage qui renferme des renseignements utiles sur la théorie des courbures héliotropes. Les idées de Dutrochet ont déjà été combattues au long par H. von Mohl (veget. Zelle p. 299), et depuis que Hofmeister a posé la tension des tissus comme base de ses recherches, il n'est plus nécessaire de s'en occuper. Les travaux de Ratschinsky ne contiennent aucune donnée théorique importante. (Ann. des Sc. nat. 1859, vol. IX, p. 194.)

*Héliotropisme négatif.* L'état intérieur des tissus est encore moins bien connu dans les entre-nœuds et les racines chez lesquels le côté le plus éclairé devient convexe. Ce n'est que sur les rameaux d'*Hedera Helix* que quelques observations ont été faites; elles ne concordent pas entre elles, probablement parce que les rameaux se comportent différemment suivant leur vigueur, la rapidité de leur croissance et suivant aussi qu'ils s'appuient contre un support ou se meuvent librement. Dutrochet a représenté un rameau coupé longitudinalement en deux parties; celle qui était appliquée contre l'arbre (la moins éclairée) était fortement courbée; l'autre ne se courbait qu'à peine du côté de la lumière<sup>2</sup>. Avant de tirer aucune conclusion de cette expérience, il faudrait s'assurer qu'il n'y a pas, outre l'action de la lumière, un effet produit par le contact prolongé du support, sur la tension des tissus. Cet effet est très-évident chez les vrilles et les tiges volubiles. Hofmeister<sup>3</sup>, en examinant des rameaux libres, n'a pu constater qu'à peine une tension dans les tissus rapprochés du sommet; un lambeau d'écorce isolé se recourbe tout au plus, et sur un rameau fendu longitudinalement, les deux moitiés s'écartent très-peu l'une de l'autre. En examinant de jeunes mais vigoureux exemplaires (en pots) de lierre qui depuis plusieurs semaines s'appuyaient contre un mur, en plein air, j'ai remarqué que les jeunes pousses encore libres sont douées d'un héliotropisme décidément positif; le premier entre-nœud au-dessous du bourgeon se recourbe vers la lumière (concave); lorsqu'on le fend en deux, la moitié éclairée se courbe encore plus, l'autre se redresse (ou même dans l'eau se recourbe en sens inverse). L'héliotropisme négatif ne se trouvait développé que sur les entre-nœuds plus âgés (du 4° au 8°); il ne s'étendait quelquefois qu'à un seul, quelquefois à plusieurs; un

<sup>1</sup> Bullet. Acad., Bruxelles, 1859, p. 201.

<sup>2</sup> Dutrochet, Mém., II, 84, tab. 18, fig. 3.

<sup>3</sup> Hofmeister, II, 189.

fragment long de 45 mill. dont la convexité était tournée vers la lumière formait un arc de 90°; un autre long de 32 millim. formait un arc de 45°; un autre de 60 mill. atteignait 100°. Lorsque l'héliotropisme négatif ne commence que vers le 8° ou le 10° entre-nœud, les deux moitiés s'écartent à peine après leur séparation; si les entre-nœuds sont plus jeunes, la partie convexe se redresse, la partie concave (la moins éclairée) se courbe toujours plus. — Les rameaux de lierre ont donc habituellement la forme d'un S allongé, les entre-nœuds les plus jeunes étant concaves du côté de la lumière, les plus âgés convexes. — L'héliotropisme négatif chez cette plante (comme chez le *Trapaeolum majus*, v. p. 43) ne paraît se développer que lorsque la lignification commence et que la croissance est déjà fort ralentie.

§ 127. *Relèvement des organes horizontaux ou obliques.* De même que dans les courbures héliotropes, il y a dans les organes déviés de la perpendiculaire qui se relèvent il y a, dis-je, allongement non-seulement du côté convexe, mais aussi du côté concave (supérieur) ainsi qu'Hofmeister l'a montré <sup>1</sup>. Appuyé sur le fait que le parenchyme érectile se redresse, lorsqu'on le sépare des couches passives aussitôt après le relèvement d'un organe, Hofmeister affirme que <sup>2</sup> : « Le relèvement par la pesanteur d'un organe horizontal ou oblique, provient de ce que dans la moitié inférieure (longitudinale) de cet organe il y a augmentation de la dilatabilité dans les membranes qui font équilibre à l'expansion des membranes érectiles. Ainsi exprimée, cette thèse se trouve en concordance parfaite avec toutes les observations. »

Si l'on enlève l'épiderme, l'écorce et le bois de rameaux relevés de *Rubus Idaeus*, *Erigeron grandiflorum*, *Oenothera biennis*, *Vitis vinifera*, *Fraxinus excelsior*, ils se redressent en même temps que la moelle s'allonge (Hofmeister). Le même auteur a donné une description complète de l'état de la tension des tissus dans les feuilles d'*Allium Cepa*; celles-ci sont, comme chacun le sait, creuses et leur forme rappelle celle d'une quille très-allongée coupée en deux <sup>3</sup>. Un lambeau détaché d'épiderme s'enroule en spirale, la face extérieure concave. Un morceau de feuille dépouillé de son épiderme se recourbe en dedans (ainsi le parenchyme incolore qui revêt l'intérieur de la cavité est distendu par la couche à chlorophylle); un morceau de feuille où se rencontrent toutes les formes de tissu se

<sup>1</sup> Hofmeister, II, 181.

<sup>2</sup> L. c., p. 186.

<sup>3</sup> Hofmeister prétend que l'épiderme de ces feuilles se détache très-facilement; c'est une propriété qui doit être bien variable, car je n'ai jamais pu réussir à l'arracher convenablement pour répéter les expériences.

recourbe en dehors ou reste droit; si la feuille est jeune et en pleine végétation, c'est quelquefois le contraire qui arrive. Les quelques faisceaux fibro-vasculaires qui traversent le parenchyme, ne suffisent pas pour y produire une tension appréciable. En résumé, on peut se représenter la feuille d'*Allium Cepa* comme composée de trois enveloppes concentriques; celle qui occupe le milieu (parenchyme vert) a un pouvoir d'expansion considérable, auquel fait équilibre l'élasticité des deux autres enveloppes l'épiderme et le parenchyme incolore (placé à l'intérieur).

Cette structure offre quelque analogie, ainsi que Hofmeister l'a remarqué, avec celle des racines qui se relèvent également aux points où il y a tension dans leurs tissus. Dans les deux cas manque le cylindre axile de moelle qui tend toujours à s'allonger. Les feuilles d'*Allium Cepa* se relèvent énergiquement et rapidement lorsque les plantes sont placées dans une position horizontale ou oblique. La courbure se fait du côté du sol, à peu près au milieu de la longueur de la feuille et forme exactement un arc de cercle de 90°; le résultat est le même quel que soit le côté de la feuille qui est tourné en bas.

Si l'on enlève tout l'épiderme d'une feuille recourbée en haut, sans endommager le parenchyme vert, le reste de la feuille se redressera tout en s'allongeant notablement; si la courbure avait commencé depuis longtemps, elle restera légèrement fléchie. Ces résultats se retrouvent dans la tablelle suivante (Hofmeister, II, p. 186).

	Feuille intacte.		Feuille sans épiderme.	
	Courbure.	Longueur.	Courbure.	Longueur.
I.	87°46'	79,55 mill.	39°48'	81,82 mill.
II.	84°21'	102,11 >	10°30'	107,30 >
III.	86°10'	82,70 >	17°20'	86,92 >
IV.	73°40'	93,42 >	6°48'	95,81 >

« Cette expérience démontre, continue Hofmeister, que la courbure des feuilles d'*Allium* provient d'une augmentation non pas dans l'expansion du parenchyme, mais dans la dilatabilité de l'épiderme de la face inférieure. »

Je me suis d'abord trouvé parfaitement d'accord avec cette idée d'Hofmeister, en particulier lorsque j'ai écrit le § 32, mais maintenant de nouvelles recherches que je crois plus exactes me portent à m'écarter de lui en un point; je ne suis pas sûr que la dila-



tabilité des couches passives inférieures augmente, puisque, lorsqu'on les a séparées, elles se trouvent en réalité un peu plus longues que les couches passives supérieures (comme dans les courbures héliotropes). Cette idée m'a beaucoup séduit parce qu'elle s'accorde mieux avec la seule explication que je puisse donner de l'action de la pesanteur sur la tension des tissus, elle s'accorde, dis-je, mieux que l'hypothèse de la diminution de l'élasticité<sup>1</sup>.

Des entre-nœuds ou des pétioles bien droits furent placés horizontalement sur du sable humide dont ils étaient recouverts à leur base; pour écarter toute influence de la lumière et pour maintenir l'air humide, je recouvrais le tout d'une boîte en bois à parois épaisses dont les bords pénétraient dans le sable; la température était de 18 à 20° C.; et l'expérience continuait jusqu'à ce que je commençasse à apercevoir une courbure :

I. *Nicotiana tabacum* : 4 entre-nœuds.

Longueur primitive. . . . .	=	127,3 mill.
> au bout de 24 heures. . . . .	=	130,0    >
Courbure initiale . . . . .	=	0
> au bout de 24 heures. . . . .	=	33°

Couches isolées de la partie courbée.	Longueur en mill.	Différence e—a.
a. Couche passive de la face supérieure.	= 128,0	} = 4 mill.
b. Lambeau supérieur de la moelle . . .	= 133,0	
c.    > moyen de la moelle . . . . .	= 133,5	
d.    > inférieur de la moelle. . . . .	= 133,0	
e. Couche passive de la face inférieure.	= 132,0	

La moelle, avant d'être séparée en plusieurs morceaux, avait été dépouillée de toutes ses enveloppes, et aussitôt elle s'était complètement redressée; la courbure ne provenait donc pas, ainsi que Hofmeister l'a bien vu, d'une différence dans le pouvoir d'expansion du côté supérieur et inférieur de la moelle; mais elle n'était pas non plus uniquement causée par une augmentation dans la dilatabilité des couches passives inférieures; celles-ci, s'étant sensiblement allongées, donnaient plus de jeu au pouvoir d'expansion de la moelle.

<sup>1</sup> Le peu de temps qui me restait lorsque j'ai commencé à envisager sérieusement cette idée, m'a empêché de faire autant d'observations que je l'aurais voulu. J'ai mesuré les arcs, dans les cas d'héliotropisme, approximativement parce qu'ils étaient trop irréguliers pour en faire des arcs de cercle.

Nos mesures ne sont pas d'une certitude suffisante pour me permettre de décider si réellement il y a eu augmentation dans la dilatabilité des couches passives inférieures.

Le parenchyme érectile (moelle) a aussi une tendance à s'allonger un peu plus du côté de sa face inférieure ; dans la tige de *Nicotiana* dont j'ai déjà parlé, la moelle se redressa complètement lorsqu'elle fut dépouillée de ses enveloppes ; mais dans le cas suivant, une autre tige qui n'était restée que 18 heures horizontale et s'était à peine relevée, fournit une moelle qui dépouillée aussi de ses enveloppes offrait encore une courbure appréciable.

## II. *Nicotiana tabacum* : plusieurs entre-nœuds. Expérience de 18 heures.

Longueur du fragment intact. . . . .	=	127,5 mill.
> des couches passives supérieures. . . . .	=	124,5 >
> de la moelle. . . . .	=	130,0 >
> des couches passives inférieures . . . . .	=	129,0 >
Différence de longueur entre les couches passives supérieures et inférieures . . . . .	=	4,5 >
Différence de longueur entre la couche passive supérieure et la moelle. . . . .	=	5,5 >
Différence de longueur entre la couche passive inférieure et la moelle . . . . .	=	1,0 >
Courbure du fragment intact. . . . .	=	48° concavité en haut.
> de la moelle entière . . . . .	=	36° >
> de la moitié supérieure de la moelle. =	86°	>
> de la moitié inférieure de la moelle. =	35°	concavité en bas.

Les courbures exécutées en sens inverse par les deux moitiés de la moelle montrent que cet organe était le siège d'une certaine tension ; la portion axile était trop longue pour les couches périphériques ; mais la tension était beaucoup plus faible dans la moitié inférieure dont les couches périphériques s'étaient allongées. En tenant compte des mesures indiquées au § 121, on reconnaît que dans une tige de tabac perpendiculaire l'écorce est trop courte pour le bois, celui-ci trop court pour les couches périphériques de la moelle, et celles-ci à leur tour trop courtes pour le cylindre axile. Tant que la tige reste perpendiculaire, ces tensions également distribuées autour de l'axe s'annulent ; mais dès qu'elle est horizontale, l'équilibre se rompt, chaque couche s'allonge plus que celle qui est placée immédiatement au-dessus d'elle ; la tension diminue ainsi depuis la couche inférieure à l'axe et augmente de l'axe à la couche

supérieure de l'écorce<sup>1</sup>. Ces données aideront à comprendre les deux observations suivantes :

### III. Pétiole de *Rheum undulatum*.

Longueur initiale . . . . .	= 256,5 mill.
> après 24 heures d'expérience . . . . .	= 257,6   >
Courbure initiale . . . . .	= nulle
> du pétiole après 24 h. d'expérience . . . . .	= 51° concave en haut.
> de la moitié supérieure de la moelle débarrassée de l'épiderme . . . . .	= 280° concave en haut.
Courbure de la moitié inférieure de la moelle débarrassée de l'épiderme . . . . .	= 95° concave en bas.

Longueur des couches isolées.	Différences.
Épiderme face supérieure . . . . . = 252,0 mill.	} + 6,5 mill.
Moelle partie supérieure . . . . . = 258,5   >	
> partie axile . . . . . = 263,5   >	} + 5,0   >
> partie inférieure . . . . . = 266,0   >	
Épiderme face inférieure . . . . . = 259,0   >	} - 7,0   >

Admettant qu'avant l'expérience, les deux côtés du pétiole étaient de même longueur, l'épiderme de la face inférieure s'est, en 24 h. de station horizontale, allongé de 7 mill. de plus que celui de la face supérieure; la portion inférieure de la moelle s'est accrue de 7,5 mill. de plus que la portion supérieure.

IV. Pétiole de *Cucurbita Pepo*; après 24 heures de séjour sur le sable humide, il s'était un peu relevé; je déterminai d'abord la courbure; ensuite au moyen de 4 coupes longitudinales (le pétiole est creux) je le séparai en 4 parties, deux latérales, une supérieure concave et une inférieure convexe; la courbure de la première augmenta notablement; la seconde se redressa et même se courba dans l'autre sens. Après avoir déterminé les courbures, je séparai dans chacun des deux morceaux l'épiderme, du parenchyme et mesurai la longueur des quatre lambeaux ainsi obtenus :

Courbure du pétiole au bout de 24 heures . . . . .	= 41° concave en haut.
> de la partie supér. (épid. parench.) . . . . .	= 215°           >
> de la partie infér.                                   >	= 150° concave en bas.

<sup>1</sup> Cette loi s'applique également bien à la tension des tissus dans les courbures héliotropiques, pourvu que l'on remplace le mot « inférieur » par côté le moins éclairé, et « supérieur » par côté le plus éclairé.

Longueur des lambeaux isolés.	Différences.
Épiderme face supérieure. . . . . = 162,5 mill.	} + 5,5 mill. } + 5,3 > } - 4,3 >
Moelle (avec des fais. fibr. vascul.) part. sup. = 168,0 >	
> part. inf. = 173,3 >	
Épiderme face inférieure . . . . . = 169,0 >	

L'idée que la courbure d'un organe horizontal qui se relève est due à un allongement plus considérable des couches inférieures et non pas à une augmentation de leur dilatabilité, donne un nouveau poids à l'explication que j'ai donnée au § 32 de l'effet de la pesanteur sur la tension des tissus. Ainsi que je l'ai dit alors, je crois que l'eau contenue dans les différents tissus d'un rameau peut, malgré les forces d'endosmose et d'adhésion auxquelles elle est soumise, être considérée comme une colonne continue qui, par conséquent, exerce sur elle-même une pression proportionnelle à sa hauteur. Ainsi, l'eau contenue dans les différentes parties d'un organe horizontal sera soumise à une pression d'autant plus énergique que la couche à laquelle elle appartient est plus profonde. Cette pression s'exerce perpendiculairement; elle tendra à faire pénétrer des molécules aqueuses dans les interstices moléculaires, et y réussira d'autant mieux que la couche sur laquelle elle agit est plus éloignée de l'épiderme supérieur. Les forces qui retiennent l'eau dans les différentes couches du tissu, s'accroîtront du poids de la colonne liquide qui est au-dessus d'elles.

Au début, le poids de l'eau qui se fait sentir sur une membrane horizontale n'écartera les molécules de cellulose, les unes des autres que d'une quantité infinitésimale; mais cela suffira pour faciliter la précipitation de nouvelles molécules solides dans la membrane. Sous l'influence de cette croissance par intussusception, les parties constituantes de la membrane entrent dans un nouvel état d'équilibre moléculaire; la pression de l'eau continuant toujours, la même série de phénomènes recommence. Ces différentes phases seront parcourues d'autant plus vite, que la membrane se trouvera plus près de la face inférieure de l'organe, et que le poids de l'eau sera ainsi plus considérable. Cette hypothèse explique tout ce que nous avons décrit de la tension des tissus dans les organes horizontaux qui se relèvent; elle aide aussi à comprendre pourquoi la moelle isolée se redresse d'abord complètement et plus tard conserve une certaine courbure.

Toutes ces idées n'ont pour le moment d'autre valeur que celle d'une simple hypothèse qui cherche à se justifier en jetant un rayon de lumière sur un phénomène jusqu'à présent parfaitement inexpliqué. Des observations nombreuses accompagnées de mesures exactes pourront seules décider de son importance. Il me paraît en tous cas meilleur de formuler une manière de voir sur laquelle on puisse discuter que de raisonner dans le vide. Or cette manière de voir se recommande encore par une certaine analogie avec la théorie de Knight; elle s'applique également bien à l'explication des expériences de rotation.

§ 128. *Enroulement des vrilles et des tiges volubiles.* Lorsqu'on fend longitudinalement les vrilles encore droites de la courge ou de la vigne, les tiges non encore enroulées de l'*Humulus*, du *Phaseolus*, *Dioscorea* *Batatas*, les deux moitiés s'écartent l'une de l'autre; il y a donc déjà une tension entre les couches externes passives et les couches internes érectiles. Si l'on attend, pour faire l'expérience, que les vrilles ou les tiges soient enroulées depuis quelques heures autour d'un support, le côté concave augmentera encore beaucoup sa concavité, le côté convexe se redressera parfois complètement. Enlève-t-on à une vrille qui vient de s'enrouler l'épiderme du côté convexe, la courbure augmentera; elle diminuera ou cessera même complètement si c'est l'épiderme du côté concave. Ces observations montrent que les rapports dans la tension des tissus sont exactement les mêmes ici que dans les deux cas précédents; la tension est plus faible du côté convexe que du côté concave. La courbure provient de ce que l'épiderme du côté libre donne plus de jeu à l'expansion de la moelle que celui du côté qui touche le support; des observations soignées, accompagnées de mesures très-exactes pourront seules montrer si ce résultat est dû à une augmentation de longueur du côté convexe, ou à une augmentation de la dilatabilité des couches passives dans cette région, ou encore à un accroissement de l'élasticité des couches passives concaves.

Tant qu'une vrille ou un entre-nœud volubile est encore droit et n'a rencontré aucun appui, la tension des tissus y est distribuée symétriquement autour de l'axe; déjà à cette époque le développement semble toutefois annoncer une prédisposition à l'asymétrie. Le contact prolongé du support agissant comme une pression de l'extérieur à l'intérieur augmente la tension de son côté, tandis qu'elle diminue du côté opposé. — Avant le contact du support, il y a bien quelque chose d'irrégulier dans la distribution des tensions, puisque les vrilles ne s'enroulent autour d'un objet que s'il touche leur face inférieure ou une de leurs faces latérales; il en est de même

pour les entre-nœuds ; ainsi il y a des régions préparées d'avance à recevoir l'ébranlement du contact.

La pression exercée par le contact d'un corps étranger peut être très-faible et suffire néanmoins à détruire l'équilibre de la tension des tissus dans l'organe ; une plante de haricot s'enroulera autour d'un fil mince ; les vrilles entourent les extrémités les plus déliées des rameaux. Le contact avec le support est souvent fort incomplet lorsque, par exemple, les entre-nœuds sont couverts de poils raides (*Ipomaea*, *Phaseolus*) ou de crêtes saillantes (*Humulus*) ; ce sont ces protubérances qui seules transmettent la pression dans l'intérieur de l'entre-nœud. Si la pression n'a pas besoin d'être très-forte, elle doit cependant durer un certain temps pour que les courbures se manifestent (ordinairement quelques heures<sup>1</sup>) ; H. von Mohl le premier qui se soit occupé de ce sujet a montré qu'un contact momentané mais souvent répété, ne suffit pas pour produire les courbures<sup>2</sup>.

Nous connaissons trop peu la structure moléculaire des tissus, pour pouvoir nous rendre compte de la manière dont agit la pression pour détruire l'équilibre dans l'organe ; tout ce que nous pouvons dire c'est que c'est sur la cohésion dans les membranes cellulaires qu'elle agit spécialement, changeant ainsi leur pouvoir d'imbibition et leur mode de croissance. Ce fait nous est prouvé par les cellules tubuleuses qui se conduisent comme les organes complexes. Mohl et Hofmeister<sup>3</sup> ont déjà cherché à faire ressortir ce rapport ; il est très-frappant chez les tubes polliniques qui en pénétrant dans le pistil s'enroulent souvent autour de toutes les aspérités qu'ils rencontrent (*Graminées*) ; les tubes radicaires de l'*Oedogonium* se conduisent de la même façon ; enfin la soudure des poils radicaux avec les particules du sol, repose évidemment sur des propriétés analogues<sup>4</sup>. Ces phénomènes ne peuvent être attribués dans les organes unicellulaires qu'à une modification dans le mode de crois-

<sup>1</sup> La courbure est si rapide chez le *Sycios angulata* qu'on peut suivre le mouvement à l'œil (*Asa Gray*).

<sup>2</sup> Le mot d'irritation (*Reiz*) employé par Mohl pour désigner l'effet du contact du support sur les entre-nœuds, s'applique aussi bien ici qu'aux mouvements des feuilles de *Mimosa*.

<sup>3</sup> Hofmeister, « *Neue Beiträge*, » *Abhandl. der. kais. sächs. Gesellsch. der Wiss.*, VII, 688.

<sup>4</sup> H. v. Mohl (*Veget. Zelle*, p. 215). « On pourrait chercher le motif de l'enroulement des organes pluricellulaires dans un arrêt de croissance des membranes causé par le contact du support. Les faits ne sont probablement pas aussi simples que la théorie. »

sance des membranes; il en est donc probablement de même dans les organes pluricellulaires.

C'est dans la belle monographie de Mohl, « Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen, » 1827, que se rencontre presque tout ce que nous connaissons des relations des plantes avec leurs supports; du rapport du contact de celui-ci, avec un ébranlement mécanique; de la durée nécessaire de cette influence, etc. Je renvoie à cet ouvrage pour tout ce qui concerne les différentes complications apparentes de ces mouvements; pourquoi par exemple la courbure concave est-elle accompagnée d'une courbure latérale de manière que l'organe s'enroule en spirale et non en cercle? Quelle est l'influence de la lumière, de la forme du support sur l'enroulement des tiges? etc.; je ne m'occuperai ici que des deux questions les plus importantes: la tension des tissus dans la partie concave de la tige, et le mode d'action du contact du support; mais il faudra encore des recherches nombreuses et approfondies avant qu'on puisse y répondre<sup>1</sup>. On s'est étendu avec beaucoup de complaisance sur l'analogie de l'enroulement des vrilles et des tiges volubiles avec les mouvements des pétioles de Mimosa; je crois que cette analogie n'est qu'apparente, les conditions mécaniques étant manifestement différentes dans les deux cas. Une articulation de Mimosa se relâche après l'irritation, la tension diminue dans sa partie inférieure; chez les vrilles, au contraire, c'est du côté appliqué contre le support que la tension est la plus forte. La tension existe chez les Mimosa surtout entre le corps érectile et le faisceau fibreux central, et dans les vrilles entre le corps érectile et l'épiderme. Enfin chez les Mimosa, la moitié inférieure devient concave parce qu'en se ramollissant, elle est comprimée par la moitié supérieure; chez les vrilles au contraire c'est le côté convexe qui est passivement entraîné par le côté concave. Les articulations de Mimosa commencent à être sensibles avant leur entier développement et gardent cette propriété jusqu'à la mort de la feuille; les vrilles au contraire et les tiges volubiles ne sont irritables que pendant une phase limitée de leur existence. Il y a enfin une différence marquée entre les deux classes d'organes dans leurs relations avec la lumière: les tissus des Mimosa n'acquièrent leur état d'équilibre instable que sous l'influence d'une lumière suffisamment intense; ils doivent être dans l'état phototonique; les feuilles étiolées ou rigides (*dunkelstarre*) ne sont plus sensibles. Mohl, au contraire, a montré que les vrilles et les entre-nœuds étiolés s'enroulent autour de leur support; j'ai observé cela sur les vrilles de Cucurbita et de Bryonia<sup>2</sup> et sur les entre-nœuds volubiles de Phaseolus et d'Ipomœa<sup>3</sup>; l'état moléculaire des tissus qui rend l'irritabilité possible est donc tout à fait indépendant de la lumière; il n'y a pas à faire de distinction entre les états phototonique et rigide, et Mohl a déjà remarqué l'indifférence héliotrope dans ces

<sup>1</sup> Le travail d'Asa Gray (Proceed. Americ. Acad. of science et Edinb. new philos. journal, 1859) ne m'est connu que par extraits, mais il ne me semble jeter aucun jour nouveau sur ces deux points.

<sup>2</sup> Sachs, Bot. Zeitung, 1863, Beilage, p. 12.

<sup>3</sup> Ibid., 1865, p. 119, conf. § 15.

